Naturwissenschaft und Landwirtschaft

Abhandlungen und Vorträge über Grundlagen und Probleme der Naturwissenschaft und Landwirtschaft

herausgegeben von

Dr. F. Boas,
Professor der Botanik an der Hochschule für Landwirtschaft und Brauerei in Weihenstephan

Dr. C. Neuberg,
Dr. med. h. c., Professor der Biochemie an der landwirtschaftlichen Hochschule und Universität Berlin.

Dr. A. Rippel,
Professor an der Universität Göttingen, Vorstand des Instituts für landwirtschaftliche Bakteriologie.



Verlag Dr. F. P. Datterer & Cie., Fre
1925

Naturwissenschaft und Landwirtschaft

Abhandlungen und Vorträge über Grundlagen und Probleme der Naturwissenschaft und Landwirtschaft

herausgegeben von

Dr. F. Boas,
Professor der Botanik an der Hochschule für Landwirtschaft und Brauerei in Weihenstephan

Dr. C. Neuberg,
Dr. med. h. c., Professor der Biochemie an der landwirtschaftlichen Hochschule und Universität Berlin.

Dr. A. Rippel,
Professor an der Universität Göttingen, Vorstand des Instituts für landwirtschaftliche Bakteriologie.



Verlag Dr. F. P. Datterer & Cie., Freising-München
1925

Naturwissenschaft und Landwirtschaft

Heft 6

Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung

von

Dr. Heinrich Walter,

Privatdozent an der Universität Heidelberg

Mit 22 Abbildungen.



Verlag Dr. F. P. Datterer & Cie., Freising-München

1925

2853

Druck von Dr. F. P. Datterer & Cie., Freising-München

Inhaltsverzeichnis

Vorwort.

Der Wasserhaushalt einer Pflanze wird in seiner vollen Bedeutung erst dann verständlich, wenn wir berücksichtigen, daß die Pflanze nicht nur Wasser zum Leben braucht, sondern daß auch der Zustand, in dem sie sich in bezug auf das Wasser befindet, eine außerordentliche Rolle spielt. Die Wasserbilanz einer Pflanze bestimmt nicht nur den Wassergehalt ihrer toten Teile, sondern auch, was von besonderer Wichtigkeit ist, den Wassergehalt der lebenden Substanz — des Protoplasmas — somit auch dessen Quellungszustand. Von letzterem hängt aber der Verlauf sämtlicher Lebensfunktionen in weitgehendstem Maße ab. Dieser, in der Pflanzenphysiologie wohl neue Gesichtspunkt, ist soweit jetzt schon die Möglichkeit vorliegt, namentlich im letzten Abschnitt, genauer besprochen worden.

Eine auch nur annähernd erschöpfende Darstellung des Wasserhaushaltes ist auf einem so beschränkten Raume, wie er hier zur Verfügung stand, nicht möglich. Deshalb wurde in erster Linie versucht, eine kurze Zusammenfassung der neueren Arbeiten zu geben, wobei namentlich die quantitativen Fragen eingehender behandelt, andere dagegen nur kurz gestreift wurden, um den Zusammenhang der einzelnen Teile nicht zu verlieren. Eine vollständige Zusammenstellung der Literatur war nicht beabsichtigt. Man findet sie in dem erst kürzlich erschienenen I. Band der Pflanzenphysiologie von Benecke-Jost, einem Buche, das jedem, der sich eingehender mit physiologischen Fragen beschäftigen will, unentbehrlich ist. Die zitierten, namentlich neuere Arbeiten, sind am Ende eines jeden Abschnittes angeführt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Dr. L. Jost für zahlreiche Ratschläge und für die freundliche Überlassung der einschlägigen Literatur auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Heidelberg, im Oktober 1924.

Botanisches Institut.

H. Walter.

I. Einleitung.

Fast unendlich groß erscheint uns die Zahl der chemischen Verbindungen, aus denen sich die verschiedenen lebenden Organismen, Tiere und Pflanzen, aufbauen. Aber unter ihnen nimmt eine Verbindung — das Wasser — durch ihr ständiges Vorkommen und durch ihre im Verhältnis zu den anderen besonders große Menge eine gewisse Sonderstellung ein. Ohne Wasser ist ein Leben undenkbar, denn die ganze Fülle der chemischen Vorgänge, die sich im Stoffwechsel eines Organismus abspielen, vollzieht sich in wässeriger Lösung. Der größte Teil der Körpersubstanz eines lebenstätigen Organismus entfällt auf das Wasser. Bei holzigen Pflanzenteilen beträgt der Wassergehalt etwa 50%, bei saftigen Kräutern 70—80% und bei Früchten und Wasserpflanzen kann er bis 95—98% steigen. Wenn in einzelnen Fällen, namentlich bei trockenen Samen, der Wassergehalt viel geringer ist, z. B. 13,65% bei Weizenkörnern, 12,88% bei Samen von gelben Lupinen, so muß man dabei bedenken, daß in diesem Zustande auch jegliche Lebensäußerungen fehlen — das Leben sich in einem latenten Zustande befindet. Erst nach erheblicher Wasseraufnahme treten unter sonst günstigen Bedingungen die verschiedenen Lebensfunktionen, wie Atmung und Wachstum in Tätigkeit und der Samen keimt aus.

Wenn also das Wasser im Leben der Tiere und Pflanzen eine so wichtige Rolle spielt, so ist es ohne weiteres verständlich, daß dem Wasserhaushalt in der Physiologie eine besondere Beachtung geschenkt wird. Vergleicht man aber in dieser Beziehung die tierische Physiologie mit der Pflanzenphysiologie, so wird man sofort bemerken, ein wie viel größerer Raum diesen Fragen in der letzteren gewidmet wird. Woher kommt das?

Die Tiere leben entweder im Wasser, oder aber sie können, da sie die Möglichkeit zur Fortbewegung besitzen, auch auf dem Lande stets eine Wasserquelle aufsuchen. Da nun das Wasser als solches aufgenommen wird, als solches auch in die Körpersubstanz eintritt und wieder in flüssiger Form oder als Wasserdampf abgegeben wird, so hat der Physiologe über den Wasserhaushalt der Tiere nicht besonders viel zu berichten.

Bei den Pflanzen liegen die Verhältnisse insofern ganz anders, als sie stets, mit einigen wenigen Ausnahmen unter den niederen Pflanzen, an eine bestimmte Stelle der Erdoberfläche gebunden sind. Die Pflanze ist deshalb ganz auf die Wasserverhältnisse an dieser Stelle angewiesen, sie muß sich ihnen, soll

sie am Leben bleiben, anpassen. An einem bestimmten Standorte werden deshalb nur diejenigen Pflanzen sich behaupten können, die ihrer ganzen Struktur nach und in ihrem ganzen Stoffwechsel auf die entsprechenden Wasserverhältnisse eingestellt sind.

Da aber sowohl die Verteilung des Wassers im Erdboden, wie auch die Verteilung der atmosphärischen Niederschläge auf der Erdoberfläche eine äußerst verschiedene ist, so folgt daraus, daß der Wasserhaushalt der verschiedenen Pflanzen und ihre Anpassungen an die Wasserverhältnisse eine überaus große Mannigfaltigkeit aufweisen müssen. Will man sich in dieser Fülle der Erscheinungen zurecht finden, so ist es am zweckmäßigsten, zuerst einen bestimmten typischen Fall genauer zu besprechen und dann die verschiedenen Abweichungen vom Typus einzeln zu behandeln.

Somit zerfallen unsere Betrachtungen von selbst in zwei Teile:

1. den Wasserhaushalt einer typischen Pflanze an einem Standort mit mittleren Wasserverhältnissen, wie wir sie z. B. auf unseren Kulturböden finden.
2. die Anpassungen der verschiedenen Pflanzen an mehr oder weniger extreme Bedingungen, angefangen von den Wasserpflanzen, die ganz im Wasser leben, bis zu den Wüstenpflanzen, denen während ihrer ganzen Vegetationszeit nur sehr geringe Wassermengen zur Verfügung stehen.

In der vorliegenden Abhandlung soll nur der erste Teil besprochen werden. Wir wollen also hauptsächlich die Verhältnisse betrachten, wie wir sie bei unseren Kulturpflanzen und bei den Bäumen unserer Wälder finden. Der zweite Teil, in dem mehr die ökologischen und pflanzengeographischen Fragen behandelt werden, soll einem besonderen Hefte dieser Sammlung vorbehalten bleiben.

2. Die Bedeutung des Wassers im Leben der Pflanze.

Wir sahen bereits, daß der Wassergehalt einer lebenstätigen Pflanze ein sehr bedeutender ist: alle Zellwände sind mit Wasser durchtränkt, in jeder Zelle befinden sich mehr oder weniger große, mit wässeriger Lösung gefüllte Vakuolen und auch das Protoplasma, an das in erster Linie die Lebensfunktionen gebunden sind, enthält stets etwa 75 $^0/_0$ oder mehr Wasser. Daraus folgt schon, daß beim Wachstum der Pflanzen neues Wasser zum Aufbau der neugebildeten Körpersubstanz aufgenommen werden muß. Wenn jedoch die Pflanze nur zu diesem Zwecke Wasser benötigte, so käme sie mit verhältnismäßig geringen Mengen aus. Die tatsächlich verbrauchten Wassermengen sind dagegen viele Male größer.

Bekanntlich findet zwischen der in den Interzellularen der Pflanze eingeschlossenen Luft und der äußeren Atmosphäre ein ständiger

Gasaustausch statt. Dieser ist ja die Voraussetzung sowohl der Kohlensäure-Assimilation der Pflanze als auch der Atmung, beides Vorgänge, die zur Aufrechterhaltung des Lebens unbedingt notwendig sind. Da aber die Interzellularenluft unmittelbar an die mit Wasser durchtränkten Zellmembranen grenzt, so wird sie mit Wasserdampf nahezu gesättigt sein. Dagegen ist die Außenluft meist ziemlich weit von der Sättigung mit Wasserdampf entfernt. Beim Gasaustausch mit der Außenluft muß deshalb unvermeidlich auch eine Diffusion des Wasserdampfes von der höheren Dampfspannung in der Pflanze nach außen stattfinden. Die Pflanze erleidet somit einen Wasserverlust durch Transpiration, der wieder ersetzt werden muß.

Erscheint uns von diesem Gesichtspunkte aus gesehen die Transpiration als ein unumgängliches Übel, so spielt sie doch auch eine nützliche Rolle im Stoffwechsel der Pflanze. Ebenso wie das Wasser nimmt die typische Pflanze auch die anorganischen Nährstoffe, den Stickstoff und die Aschenbestandteile, aus dem Boden durch die Wurzeln auf. Durch den ständigen Wasserverlust der oberirdischen Teile, der von den Wurzeln aus wieder ersetzt wird, kommt ein fortgesetzter Wasserstrom — der sogenannte Transpirationsstrom — von unten nach oben zustande. Mit dem Wasser zugleich werden den oberirdischen Teilen aber auch die in ihm gelösten anorganischen Nährstoffe, oder auch in den unteren Teilen aufgespeicherte Reservestoffe auf eine rasche Weise zugeführt, während bei vollständigem Fehlen eines Transpirationsstromes nur die langsamen Diffusionsvorgänge für den Stofftransport in Frage kämen.

Und noch eine andere Bedeutung könnte der Transpiration zukommen — bei der Regulierung der Temperatur. Das Sonnenlicht, das auf die Blätter fällt, wird zu einem großen Teil von diesen absorbiert, wodurch eine Erwärmung der Blätter stattfinden muß. Im allgemeinen aber folgt die Temperatur der Pflanze der Lufttemperatur — ein Zeichen, daß die Erwärmung durch eine Abkühlung kompensiert wird. Solch eine Abkühlung muß aber notwendigerweise bei der Wasserverdunstung stattfinden, und es gelingt auch nachzuweisen, daß schwach transpirierende Pflanzen sich sehr viel stärker erwärmen als stark transpirierende[1]). Wie weit dadurch Schädigungen durch zu hohe Temperatur in unseren Breitegraden vermieden werden, muß dahingestellt bleiben. In den Wüsten, wo die stärkste Insolation stattfindet, wird diese Regulation schon aus dem Grunde versagen, weil für die Pflanzen aus Wassermangel eine starke Transpiration verhängnisvoll sein wird. Pflanzen

[1]) So fand z. B. Askenasy (1875) bei einer Lufttemperatur von 28° die Gewebetemperatur bei Sempervivum gleich 52°; bei Gentiana lutea dagegen, die sehr viel stärker transpiriert, waren die Blätter nur um 7° wärmer als die Luft

trockener Klimata werden deshalb auch gegen hohe Temperaturen resistent sein müssen.

Bei allen diesen Verhältnissen muß noch berücksichtigt werden, daß der Wassergehalt der meisten Pflanzen nur innerhalb gewisser, bald weiterer, bald engerer Grenzen schwanken darf, ohne daß Schädigung eintritt. Da aber die Wasserabgabe und die Wasseraufnahme in erster Linie durch die Umwelt bestimmt werden, so werden dort, wo die Außenfaktoren großen Schwankungen unterworfen sind, nur Pflanzen gedeihen können, die gewisse Änderungen in ihrem Wassergehalt vertragen, oder aber solche, die durch bestimmte Regulierungen die Schwankungen abzumildern vermögen. Solche Regulierungen werden wir im Einzelnen noch kennen lernen, jedoch scheint es, daß ihre Bedeutung häufig überschätzt worden ist.

Im Wasserhaushalt der Pflanzen spielen neben physiologischen auch rein physikalisch-chemische Vorgänge eine bedeutende Rolle. Wir wollen diese zuerst kurz besprechen. Bevor wir dann zur Pflanze als Ganzes übergehen, müssen wir den Wasserhaushalt ihres kleinsten Elementarteiles — der einzelnen Zelle — genauer behandeln. Nur auf Grund einer genauen Kenntnis des Mechanismus der Zelle, ist ein Verständnis des Wasserhaushaltes der ganzen Pflanze möglich.

Literatur, die das Gesamtgebiet des Wasserhaushaltes der Pflanze umfaßt:

Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie I. 4. Aufl. 1924.
Nathansohn, Der Stoffwechsel der Pflanzen 1910.
Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie I 2. Aufl. 1897.
Renner, O., Wasserversorgung der Pflanzen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften X 538, 1913.[1])

3. Quellung und Osmose.

Wenn wir einen trockenen Samen in Wasser bringen, so quillt er auf, sein Volumen nimmt zu; ebenso vergrößert sich auch durch das aufgenommene Wasser sein Gewicht erheblich. Nach einiger Zeit keimt der Samen aus, er wächst, und wenn man ihn weiterhin in destilliertem Wasser und im Dunkeln hält, so wird, obwohl durch die Atmung ständig Substanz verloren geht, noch längere Zeit hindurch eine weitere Gewichtszunahme stattfinden. So wurden z. B. für 10 Erbsensamen folgende Zahlen erhalten: Gewicht trocken 1,43 g, 24 St. eingequollen 2,90 g, nach

[1]) Während des Druckes erschien eine Arbeit von Huber (Jahrb. f. wiss. Bot. 64 1 1924) und ein Buch von Skene (The biol. of flow. plants 1924). Die erste Arbeit behandelt den gesamten Wasserhaushalt der Pflanzen, in der zweiten sind namentlich der Boden, die Wasseraufnahme und die Transpiration genauer dargestellt. Die beiden Arbeiten konnten nicht mehr berücksichtigt werden, jedoch decken sich die in ihnen vertretenen Ansichten meist mit denjenigen des Verfassers. Im zweiten Teil werden wir noch Gelegenheit haben auf sie zurückzukommen.

48 St. 3,05 g (Beginn der Keimung), nach 3 Tagen 3,35 g, nach 5 Tagen 3,75 g, nach 7 Tagen 4,3 g, nach 11 Tagen 6,6 g. (Sprosse und Wurzeln haben eine Länge von 14 cm erreicht.)

Wodurch kommt diese Wasseraufnahme zustande?

Betrachten wir einen Schnitt durch die Kotyledonen eines Erbsensamens in trockenem Zustande oder in starkem Alkohol, so erkennen wir nur undeutlich die einzelnen Zellen. Fügt man zum Schnitt einen Tropfen Wasser hinzu, so dehnt sich eine jede Zelle stark aus. Das mikroskopische Bild wird deutlicher. Man erkennt die getüpfelten Zellmembranen und den Zellinhalt, der

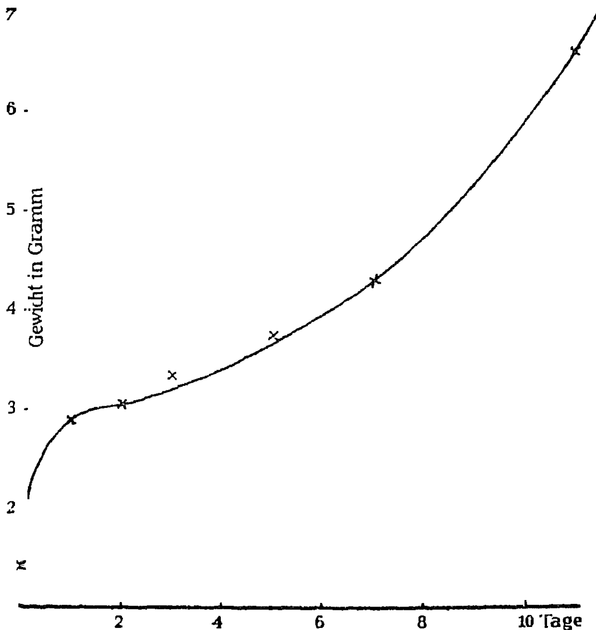


Fig. 1. Gewichtszunahme keimender Samen durch Wasseraufnahme.

aus dem Plasma mit den Stärke- und Aleuronkörnern besteht. Diese Volumvergrößerung, die ein Körper durch Einlagerung von Wasser erfährt, bezeichnet man als Quellung. Sie ist bei den Erbsensamen im wesentlichen nach 48 Stunden beendet. Bei der weiteren Wasseraufnahme nach der Keimung spielt ein anderer physikalisch-chemischer Vorgang eine größere Rolle — die Osmose. Im keimenden Samen werden die hochmolekularen Reservestoffe in einfachere, in Wasser lösliche Verbindungen übergeführt. Gleichzeitig tritt auch in den Zellen der wachsenden Teile eine Veränderung ein. Während vorher der Protoplast das ganze Zellumen einnahm, bilden sich jetzt in demselben einzelne mit

wässeriger Lösung erfüllte Hohlräume — die Vakuolen, die sich vergrößern, bis wir in den ausgewachsenen Zellen das Bild einer typischen Pflanzenzelle vor uns haben mit einem dünnen wandständigen Protoplasmabelag und großer zentraler mit Zellsaft erfüllter Vakuole. Diesen Vorgang — die Wasseraufnahme in eine wässerige Lösung, in unserem Falle den Zellsaft, durch eine für Wasser durchlässige Wand — bezeichnet man als Osmose. Die Kurve der Gewichtszunahme keimender Samen (s. Fig. 1) gibt deutlich diese zwei Teilvorgänge wieder, indem sie einen Wendepunkt aufweist. Zuerst ist, der Quellung entsprechend, der Verlauf hyperbolisch, dann geht die Kurve mit zunehmendem Wachstum in eine Exponentialkurve über. Der zu hohe Wert am dritten Tage erklärt sich durch eine starke Zunahme der Außentemperatur, die in den nächsten Tagen wieder abfiel. Quellung und Osmose sind also die zwei Vorgänge, welche die Aufnahme von Wasser durch die Pflanze in erster Linie bestimmen, wir müssen deshalb auf sie, wenn auch nur kurz, eingehen.

Ein fester oder flüssiger Körper wird nur dann Wasser aufnehmen können, wenn er ein bestimmtes Wasseranziehungsvermögen besitzt, das wir als Saugkraft bezeichnen wollen. Je mehr Wasser er bereits aufgenommen hat, desto geringer wird die Saugkraft. Die Quellkörper verhalten sich verschieden: die einen können nur eine bestimmte Wassermenge aufnehmen, sie erreichen ein Quellungsmaximum, wie z. B. ein Stück Leim bei Zimmertemperatur, andere z. B. Gummi arabicum gehen allmählich bei fortschreitender Wasseraufnahme in Lösung über. Sie nehmen also eine Mittelstellung zwischen den begrenzt quellbaren Körpern und den molekular löslichen Stoffen ein, denn auch diese besitzen eine bestimmte Saugkraft. Stoffe, die sich dem Wasser gegenüber indifferent verhalten, wie z. B. bei den Pflanzen die Fette, erleiden in Wasser gebracht keine Veränderung. Worauf im einzelnen die Saugkraft der Quellkörper und der Lösungen beruht, lassen wir hier unberücksichtigt[1]). Dagegen müssen wir uns mit den quantitativen Beziehungen, die zwischen der Menge des aufgenommenen Wassers und der Größe der Saugkraft bestehen, etwas näher befassen.

Als Maß der Saugkraft kann uns einerseits der osmotische oder Quellungsdruck dienen, der bei Berührung der Lösung oder des Quellkörpers mit reinem Wasser entsteht, wenn die Wasseraufnahme mechanisch verhindert wird, andererseits die relative Dampfspannung an der Oberfläche der Lösung oder des Quellkörpers.

---

[1]) Erwähnt sei nur, daß in letzter Zeit wiederum ganz allgemein in Lösungen eine Hydratation des gelösten Stoffes, also Bildung von Wasserhüllen um die Moleküle und Ionen, angenommen wird.

Wollen wir den osmotischen Druck einer Lösung bestimmen, so können wir zu diesem Zweck die bekannte Pfeffersche Zelle benützen. Ein poröser Tonzylinder, in dessen Wand eine Ferrocyankupfermembran eingelagert ist, wird mit der zu untersuchenden Lösung gefüllt und mit einem Stopfen durch den das Rohr eines Quecksilbermanometers geht, verschlossen. Die Ferrocyankupfermembran besitzt die Eigenschaft, Wasser, nicht aber die in ihm gelösten Stoffe, durchzulassen. Man bezeichnet solche Membranen als s e m i p e r m e a b e l. Stellen wir jetzt den Apparat ins Wasser, so wird die Lösung infolge ihrer Saugkraft das Bestreben haben, Wasser aufzunehmen. Der Austritt des gelösten Stoffes in das Außenmedium wird durch die semipermeable Membran verhindert. Wenn wir nun in das lange Rohr des Manometers allmählich immer mehr Quecksilber aufgießen, so wird die Wasseraufnahme in die Zelle immer mehr erschwert. Bei einer gewissen Höhe der Quecksilbersäule wird weder Wasser in die Tonzelle aufgenommen, noch von ihr abgegeben. Die Saugkraft wird also gerade durch den Druck des Quecksilbers äquilibriert, und wir können diesen direkt als Maß der Saugkraft benützen. Untersucht man nun Lösungen eines Stoffes von verschiedener Konzentration, so zeigt es sich, daß bei konstanter Temperatur der durch die Quecksilbersäule bestimmbare osmotische Druck, somit auch die Saugkraft annähernd proportional mit der Konzentration steigt. Nur bei konzentrierteren Lösungen wächst der Druck rascher. Vergleicht man Lösungen verschiedener Nichtelektrolyte miteinander, so bemerkt man, daß bei gleicher molarer Konzentration auch der osmotische Druck derselbe ist: Aequimolare Lösungen sind isomotisch. Bei den Elektrolyten wirken neben den Molekülen auch noch die einzelnen Ionen. Der osmotische Druck und die Saugkraft einer 0,5 Mol. Rohrzuckerlösung sind deshalb geringer als die einer 0,5 Mol. Kochsalzlösung. Haben wir es nicht mit reinen Lösungen, sondern mit einem Gemisch von Stoffen zu tun, die nicht miteinander reagieren, so kommt es auch hier nur auf die Gesamtzahl der Moleküle und Ionen an, die sich im gegebenen Volumen befinden.

Für Rohrzucker nimmt der osmotische Druck bei verschiedenen Konzentrationen folgende Werte an:

Konzentration in Mol.	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8
Osmotischer Druck in Atmosph. bei 20° C.	2,643	5,290	8,129	11,112	14,313	17,772	21,491	25,537

Bei den stark dissoziierten Salzen sind die Werte bei gleicher molarer Konzentration entsprechend höher, so z. B. bei dem Kalisalpeter in verdünnteren Lösungen um etwa das 1,69 fache.

Auf eine ähnliche Weise läßt sich auch der Quellungsdruck bestimmen. Bei begrenzt quellbaren Körpern ist eine semipermeable Membran nicht notwendig. Es genügt, wenn wir den Quellkörper im bestimmten Quellungszustand in einen festen Zylinder bringen und diesen, mit einem durchlöcherten Stempel verschließen, um den Durchtritt des Wassers zu ermöglichen. Durch Belastung des Stempels können wir den Druck ermitteln, bei dem gerade eine weitere Aufquellung des Körpers verhindert wird (s. Fig. 2). Mit diesem Apparat kann man sehr viel größere Drucke messen, als mit der Pfefferschen Zelle, und wir bemerken, daß bei abnehmender Quellung die Druckkurve anfangs wie beim osmotischen Drucke fast gradlinig verläuft, sehr bald aber rasch ansteigt (s. Fig. 3).

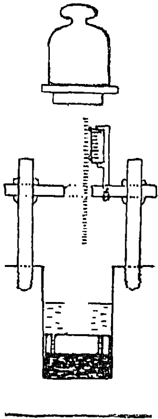
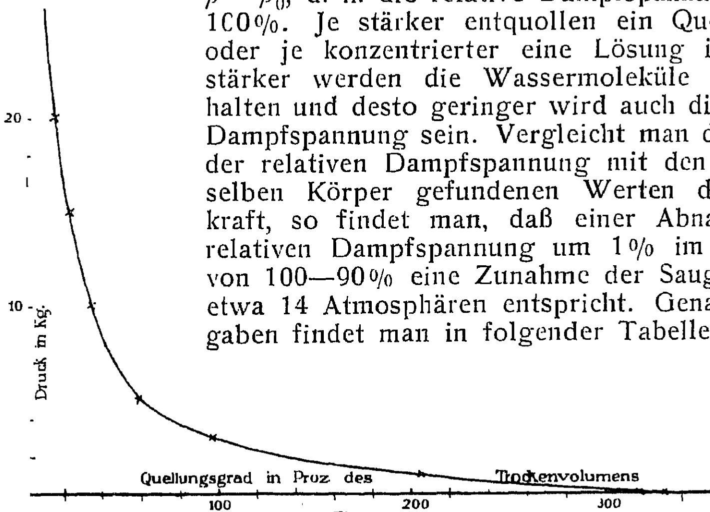


Fig. 2. Versuchsanordnung zur Bestimmung des Quellungsdruckes.

In vielen Fällen ist es einfacher, die relative Dampfspannung zu bestimmen und aus ihr die Saugkraft zu berechnen. Bezeichnen wir die Dampfspannung über reinem Wasser mit p_0, die Dampfspannung über einer Lösung oder an der Oberfläche eines Quellkörpers mit p, so ist p in Prozenten von p_0 ausgedrückt die relative Dampfspannung. Nur im Quellungsmaximum ist $p = p_0$, d. h. die relative Dampfspannung gleich 100%. Je stärker entquollen ein Quellkörper, oder je konzentrierter eine Lösung ist, desto stärker werden die Wassermoleküle zurückgehalten und desto geringer wird auch die relative Dampfspannung sein. Vergleicht man die Werte der relativen Dampfspannung mit den für denselben Körper gefundenen Werten der Saugkraft, so findet man, daß einer Abnahme der relativen Dampfspannung um 1% im Intervall von 100—90% eine Zunahme der Saugkraft um etwa 14 Atmosphären entspricht. Genauere Angaben findet man in folgender Tabelle, die empirisch gefundene und interpolierte Werte enthält. Sie haben für sämtliche Lösungen und Quellkörper Gültigkeit.

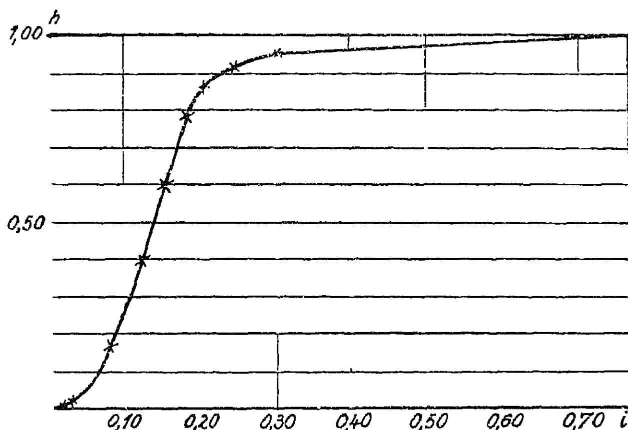


Figur 3.
Quellungsdruckkurve von Laminaria-Laub nach Messungen von Reinke.

Die erste Horizontalzeile bedeutet die relative Dampfspannung in Prozenten, die zweite die Saugkraft resp. den Druck bei 20° C in Atmosphären[1]).

I	100	99,5	99	98,5	98	97,5	97	96,5	96	95,5	95
II	0	7	14	20,5	27	34	40	46	52	58,5	65
I	94,5	94	93,5	93	92,5	92	91,5	91	90,5	90	89,5
II	72	79,5	87	95	102,5	110	118	126	134	142	150
I	89	88,5	88	87,5	87	86,5	86	85,5	85	80	76
II	158	165,5	173	181	189	197	205	212,5	220	295	368

Aus diesen Zahlen geht hervor, daß stark entquollene Quellkörper mit einer relativen Dampfspannung von nur wenigen Prozenten ganz enorme Quellungsdrucke erzeugen müssen, wenn man sie mit Wasser in Berührung bringt und eine Volumvergrößerung verhindert. Die alten Ägypter haben schon davon Gebrauch ge-



Figur 4. Quellungskurve von Nuklein (nach Katz); h-rel. Dampfspannung: 1,00 = 100%, 0,50 = 50%. i-Quellungsgrad, Wassergehalt in g pro ein g trockener quellbarer Substanz.

macht und mit über Feuer getrockneten, also stark entquollenen Holzstücken, die dann wieder befeuchtet wurden, ihre Felsen gesprengt.

Bei Lösungen wird die Erniedrigung der relativen Dampfspannung ebenso wie die Saugkraft annähernd proportional mit der Konzentration zunehmen. Bei Quellkörpern sind die Beziehungen sehr viel komplizierter, wie aus Fig. 4 zu ersehen ist. Wir bekommen eine S-förmige Kurve und bemerken, daß bei einer Erniedrigung der relativen Dampfspannung von 100% bis zu etwa 96% schon der größte Teil des Wassers vom Quellkörper abgegeben wird. Der Rest dagegen wird sehr stark zu-

[1]) Die relative Dampfspannung ist im weitgehenden Maße unabhängig von der Temperatur. Die Saugkraft, wie auch der osmotische Druck steigen dagegen proportional mit der absoluten Temperatur.

rückgehalten. Im einzelnen sind die Kurven bei den verschiedenei Körpern verschieden, der allgemeine Verlauf aber ist bei allei Quellkörpern derselbe und kehrt auch bei sehr konzentriertei Lösungen z. B. Glyzerin oder Schwefelsäure wieder. Quellun; und Osmose sind eben nicht prinzipiell verschiedene Vorgänge Die Quellkörper folgen im allgemeinen den Gesetzen der idealer konzentrierten Lösungen, während die osmotischen Gesetze nu für ideale verdünnte Lösungen Geltung haben.

Literaturverzeichnis.

Eichwald-Fodor, Physikalisch-chemische Grundlagen der Biologie 1919
Findlay, A., Der osmotische Druck (deutsche Ausgabe von G. Szivessy) 1914
Freundlich, H., Kapillarchemie 2. Aufl. 1922.
Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 5. Aufl. 1922
Katz, J. R., Die Gesetze der Quellung (Kolloidchem. Beih. 9) 1918.
Lepeschkin, W., Kolloidchemie des Protoplasmas 1924.
Walter, H., Plasmaquellung und Wachstum (Zeitschr. f. Bot. **16** 353) 1924.

4. Der Mechanismus einer Pflanzenzelle.

Nachdem wir uns mit den physikalisch-chemischen Grundbegriffen vertraut gemacht haben, können wir zur pflanzlichen Zelle übergehen. Wir betrachten dabei zunächst den typischen Fall einer Zelle mit einer großen zentralen Vakuole und einem wandständigen Protoplasmabelag, dessen Volumen wir vernachlässigen können. Solch eine Zelle können wir in vielen Hinsichten mit einer Pfefferschen Zelle vergleichen. Die Rolle der semipermeablen Membran spielt hier der Plasmabelag. Im lebenden Zustande ist das Plasma für die meisten in Wasser gelösten Stoffe mehr oder weniger undurchlässig, verliert aber diese Eigenschaft sofort nach dem Abtöten. Die Zellulosewand dagegen läßt eine Lösung im allgemeinen unverändert durchgehen — entspricht also dem Tonzylinder der Pfefferschen Zelle. Die Rolle der eingefüllten Lösung übernimmt schließlich bei der Pflanzenzelle der Zellsaft.

Bringen wir eine nicht wassergesättigte Pflanzenzelle in Wasser, so wird dieses infolge der Saugkraft des Zellsaftes in die Vakuole aufgenommen. Diese vergrößert ihr Volumen, es entsteht ein osmotischer Druck, der den Plasmabelag an die Zellwand anpreßt und diese selbst dehnt. Ebenso wie in der Pfefferschen Zelle der Druck der Quecksilbersäule, so wird hier der durch die Dehnung der elastischen Membran auf den Zellinhalt ausgeübte Wanddruck die weitere Wasseraufnahme immer mehr erschweren. Wenn schließlich der Wanddruck zahlenmäßig gleich der Saugkraft des Zellinhaltes geworden ist, wird eine weitere Wasseraufnahme unmöglich sein — die Zelle ist wassergesättigt. Wir sehen also, daß die Aufnahmefähigkeit der Zelle für Wasser — wir wollen sie im Anschluß an Ursprung, an dessen Terminologie wir uns hier

halten, als Saugkraft der Zelle ($S_{\text{-Zelle}}$) bezeichnen — von zwei Größen abhängt: 1. von der Saugkraft des Zellsaftes oder allgemein des Zellinhaltes ($S_{\text{-Zellinhalt}}$) und 2. von dem Wanddruck (W), der immer gleich dem vom Zellinhalt auf die Wand ausgeübten osmotischen Druck ist. Die Saugkraft der Zelle ist dabei stets gleich der Differenz von diesen zwei Größen:

$$S_{\text{-Zelle}} = S_{\text{-Zellinhalt}} - W \qquad (1)$$

In wassergesättigtem Zustand ist $S_{\text{-Zelle}} = 0$, also $S_{\text{-Zellinhalt}} = W$. Übertragen wir aber jetzt die Zelle in Rohrzuckerlösungen steigender Konzentration, so wird der Zelle Wasser entzogen. Durch den Wasserentzug wird das Volumen der Vakuole kleiner, die Konzentration des Zellsaftes also auch $S_{\text{-Zellinhalt}}$ muß steigen, die Membran dagegen wird zum Teil entspannt und W wird abnehmen. Aus der Gleichung (1) sehen wir aber, daß die Saugkraft der Zelle in diesem Falle ansteigen muß. Der Wasserentzug durch die Rohrzuckerlösung geht solange weiter, bis die Saugkraft der Zelle gleich der Saugkraft der Außenlösung geworden ist. Dann herrscht wieder Gleichgewicht. Steigert man allmählich immer mehr die Konzentration der Außenlösung, so erreichen wir ein Stadium, bei dem die Membran vollkommen entspannt ist, also $W = 0$ wird. Eine geringe weitere Steigerung der Konzentration der Außenlösung führt zu einer weiteren Verkleinerung der Vakuole, der auch das Plasma folgt. Da aber die Membran entspannt ist, so bleibt sie jetzt unverändert und das Plasma löst sich von der Wand ab — es tritt Plasmolyse ein. Den Zustand der völlig entspannten Membran und der gerade beginnenden Ablösung des Plasmas bezeichnet man als Grenzplasmolyse. Sie läßt sich unter dem Mikroskop bei günstigen Objekten leicht beobachten. Da in diesem Falle $W = 0$ ist, so muß $S_{\text{-Zelle}} = S_{\text{-Zellinhalt}}$ und gleich der Saugkraft der Außenlösung sein. Man pflegt in diesem Falle häufig zu sagen, daß der osmotische Wert des Zellsaftes gleich dem der außen befindlichen Zuckerlösung ist. Wir können also, indem wir die Konzentration der Außenlösung, bei der gerade Grenzplasmolyse eintritt, feststellen, die Saugkraft des Zellsaftes in diesem Stadium messen. Zur Bestimmung verwendet man jetzt meist Rohrzucker, da es sich gezeigt hat, daß das Plasma für diesen praktisch völlig impermeabel ist, was für den früher verwendeten Kalisalpeter lange nicht in dem Maße gilt.

Bei der Grenzplasmolyse können wir $S_{\text{-Zellinhalt}}$ leicht bestimmen, da diese aber gleich $S_{\text{-Zelle}}$ ist und außerdem $W = 0$ ist, so können wir für dieses Stadium alle Werte für die Zelle feststellen. Wie aber erhalten wir die entsprechenden Werte für die anderen Stadien? Ein Beispiel soll die Art der Berechnungen zeigen. Wir müssen zu diesem Zweck vier Messungen ausführen und bestimmen: die Volumina der Zelle im normalen Zustande (V_n), im wasser-

gesättigten (V_w), bei Grenzplasmolyse (V_g) und außerdem noch den osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse (O_g).

Es mögen für eine Zelle folgende Werte gefunden worden sein: $V_n = 110$, $V_w = 120$, $V_g = 100$ und $O_g = 0{,}50$ Mol Rohrzucker. Bei Grenzplasmolyse ist dann dem osmotischen Wert der Zuckerlösung entsprechend (s. Tabelle S. 14) $S_{\text{-Zellinhalt}} = 14{,}3$ Atm., wobei $W = 0$ ist. Im wassergesättigten Zustand wird $S_{\text{-Zelle}} = 0$ sein; $S_{\text{-Zellinhalt}} = W$ läßt sich, wenn wir V_w und V_g kennen, leicht berechnen, da die Saugkraft einer Lösung sich proportional der Konzentration und umgekehrt proportional dem Volumen ändert. Bei Grenzplasmolyse war $S_{\text{-Zellinhalt}} = 14{,}3$ Atm. bei Wassersättigung ist $S_{\text{-Zellinhalt}} = W = 14{,}3 \frac{V_g}{V_w} = 14{,}3 \frac{100}{120} = 11{,}9$ Atm. Ebenso berechnen wir die Saugkraft des Zellinhaltes im normalen Zustande $= 14{,}3 \frac{V_g}{V_n} = 14{,}3 \frac{100}{110} = 13{,}0$ Atm. Den Wanddruck im normalen Zustande finden wir, wenn wir berücksichtigen, daß er, soweit bisher festgestellt worden ist, proportional mit der Zunahme des Zellvolumens ansteigt. Bei einer Zunahme von $V_g = 100$ bis $V_w = 120$ stieg der Wanddruck von 0 Atm. bis auf 11,9 Atm. Bei einer halb so großen Volumzunahme auf $V_n = 110$ können wir annehmen, daß auch der Wanddruck nur die halbe Höhe erreicht, also gleich 5,9 sein wird. Die Saugkraft der Zelle berechnet sich jetzt aus der Differenz von $S_{\text{-Zellinhalt}} - W = 13{,}0 - 5{,}9 = 7{,}1$ Atm.

Wollen wir nur die $S_{\text{-Zelle}}$ bestimmen, so geben Ursprung und Blum eine einfachere Methode an; denn die Messungen des Zellvolumens unter dem Mikroskop stoßen auf große Schwierigkeiten und sind zuweilen überhaupt nicht durchzuführen. Wir ermitteln einfach die Zuckerkonzentration, in der die Zelle keine Volumänderung zeigt, in der also weder Wasser abgegeben noch aufgenommen wird. In diesem Falle ist die Saugkraft der Zelle gleich der Saugkraft der Außenlösung, die wir kennen.

Die Dehnung der Membran spielt bei den Pflanzenzellen eine wichtige Rolle, indem sie ihnen eine größere Festigkeit verleiht, ebenso wie ja auch ein aufgeblasener Gummiballon eine erhebliche Festigkeit erlangt. Die Dehnung kommt durch den Druck des Zellinhaltes zustande, den man ganz allgemein als Turgordruck zu bezeichnen pflegt; die Zellen, die durch diesen Druck eine gewisse Festigkeit erhalten, heißen deshalb auch turgeszent. Wird der Turgordruck aufgehoben, indem wir z. B. die Zelle anstechen oder die Semipermeabilität des Plasmas durch Abtöten aufheben, so daß die gelösten Stoffe aus der Zelle herausdiffundieren können, so

verliert die Zelle ihre Festigkeit. Junge Pflanzenteile, die noch nicht durch mechanische Gewebe ausgesteift sind, werden deshalb nach Abtötung schlaff. Wird aber die Turgeszenz nur durch Wasserverlust herabgesetzt, z. B. wenn die Pflanzen welken, ohne daß eine Schädigung eintritt, so nehmen die Zellen in Wasser gebracht, dieses wieder bis zur Wassersättigung auf, es entwickelt sich ein starker Innendruck, die Membranen werden gedehnt und die Pflanze wird wieder straff.

Wir hatten bisher den Wasserentzug immer durch Übertragung der Zelle in Lösungen mit bestimmter Saugkraft hervorgerufen. Derselbe Wasserverlust wird aber natürlich auch eintreten, wenn die Zelle an eine nicht wasserdampfgesättigte Atmosphäre grenzt. Bei einer relativen Dampfspannung von 98 % wird die Luft genau ebenso wasserentziehend wirken wie eine Rohrzuckerlösung, deren relative Dampfspannung 98 % beträgt, die also eine Saugkraft von etwa 27 Atmosphären besitzt (s. S. 16). Der Wasserverlust der Zelle wird so lange weitergehen, bis die relative Dampfspannung an der Oberfläche ebenfalls den Wert von 98 % angenommen hat und $S_{\text{-Zelle}} = 27$ Atm. geworden ist. Auch bei diesem Wasserentzug tritt Entspannung der Membran ein. Das Welken der Pflanzen in trockener Luft ist ja das sicherste Anzeichen dafür. Nur wird die Plasmolyse in diesem Falle seltener eintreten. Bei Wasserentzug durch Salzlösung muß beim Eintreten der Plasmolyse nur die Adhäsion des Plasmas an der Membran überwunden werden. Der Hohlraum zwischen beiden bleibt stets mit wässeriger Flüssigkeit erfüllt. Beim Welken an der Luft dagegen, würde bei Plasmolyse entweder zwischen Plasma und Membran ein luftleerer Raum entstehen oder aber es müßte in denselben Luft eindringen. Jedenfalls würde die Kontinuität des Wassers, das ja auch das Plasma und die Membran durchtränkt, zerstört — es müßte die Kohäsion des Wassers überwunden werden. Wie weiter unten noch gezeigt wird, ist diese aber außerordentlich groß, nicht weniger als etwa 360 Atm.; infolgedessen kommt es selbst bei weitgehendem Wasserverlust nicht zur Ablösung des Plasmas, sondern die Wand wird deformiert und passiv nach innen gezogen, die Zellen „schrumpfeln“. Die Wand wird dabei das Bestreben haben, stets in ihre elastische Ruhelage zurückzugelangen, d. h. ihre normale Form anzunehmen. Sie muß infolgedessen auf den Zellinhalt einen negativen Druck ausüben. Wir bekommen also für *W* negative Werte. In Gleichung (1) wird man deshalb *W* zu $S_{\text{-Zellinhalt}}$ hinzuaddieren müssen, was zur Erhöhung von $S_{\text{-Zelle}}$ beiträgt.

Literaturverzeichnis.

Höfler, K., Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **38** 288. 1920.

Holle, N., Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden (Flora N. F. **8** 73, 1915).
Ursprung, A. und Blum, G., Zur Methode der Saugkraftmessung (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **34** 525, 1916).
Ursprung, A, und Blum, G., Dürfen wir die Ausdrücke osmotischer Wert, osmotischer Druck, Turgordruck, Saugkraft synonym gebrauchen? (Biol. Zentralbl. **40** 193, 1920.
Ursprung, A. und Blum, G., Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen (Jahrb. f. wiss. Bot. **63** 1, 1924.)

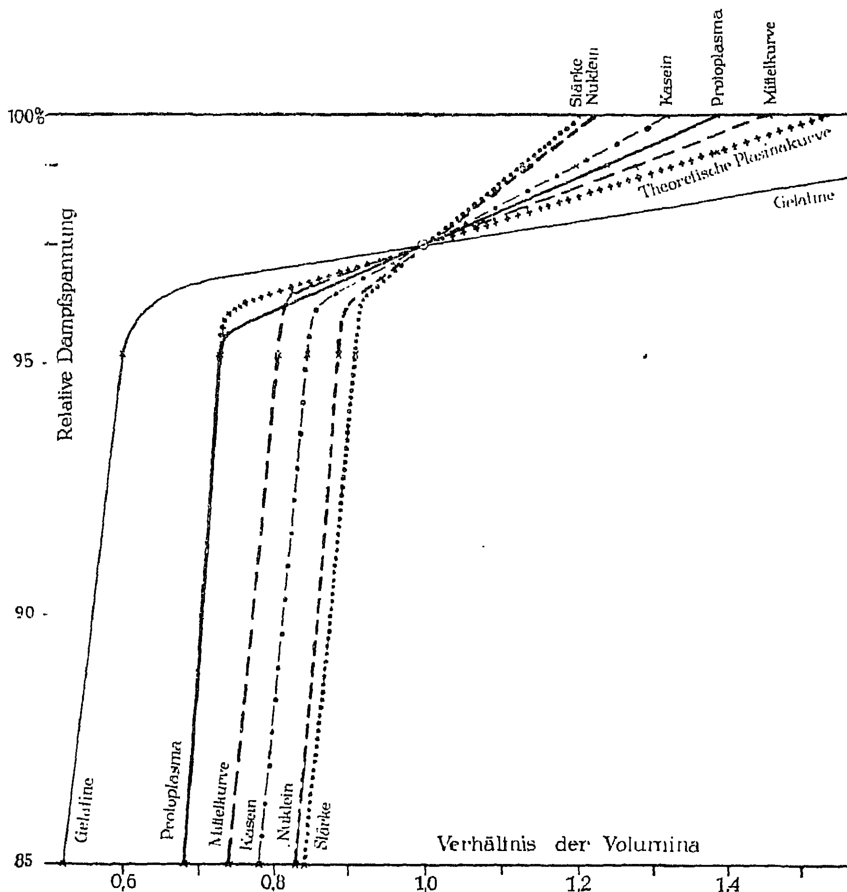
5. Plasmaquellung bei Änderungen der Zustandsgrößen der Zelle.

Wir hatten im vorhergehenden Abschnitt bei der Betrachtung des Wasserhaushaltes einer einzelnen Zelle das Plasma vollkommen vernachlässigt und nur seine Rolle als semipermeable Membran berücksichtigt. Tatsächlich spielt es auch bei den meist plasmaarmen Zellen für die Wasseraufnahme und -abgabe keine wesentliche Rolle. Die Verhältnisse ändern sich erst, wenn wir die vakuolenfreien Zellen der Meristemgewebe betrachten. Aber abgesehen von diesem Falle ist es auch bei typischen Pflanzenzellen wichtig, sich über die Veränderungen, die im Plasma bei Änderungen des Wassergehaltes der Zelle eintreten, im Klaren zu sein. Das Plasma ist ja der eigentliche Träger des Lebens. Es ist deshalb von vornherein anzunehmen, daß mit jeder Änderung des Plasmazustandes auch alle Lebensfunktionen in starkem Maße mitbeeinflußt werden. Auf diese Beziehungen wollen wir zum Schluß nochmals zurückkommen, hier sollen nur die Plasmaänderungen allein besprochen werden. Wir wollen das Plasma mit in den Mechanismus der Pflanzenzelle einbeziehen.

Das Protoplasma einer Pflanzenzelle ist chemisch kein einheitlicher Körper, sondern ein Gemisch einer großen Zahl von Verbindungen, unter denen hochmolekulare hydröphile Kolloide, also in Wasser quellungsfähige Körper, die Hauptrolle spielen. Kristalloide, die echte Lösungen bilden, werden im Plasma wohl niemals fehlen; aber es fragt sich, ob sie osmotisch in Wirksamkeit treten können, oder ob sie an die Kolloide adsorbiert sind. Jedenfalls werden wir, selbst bei flüssigem Plasma den Quellungskräften eine wesentliche Rolle zuschreiben dürfen, und wollen deshalb stets vom Quellungszustande des Plasmas sprechen, wenn auch vielleicht osmotische Kräfte im Einzelnen eine Rolle spielen können.

Das Plasma als Quellkörper grenzt unmittelbar an den Zellsaft an und wird von ihm nur durch eine semipermeable Oberflächenschicht getrennt. Es sei hier erwähnt, daß nicht dem Plasma als Ganzem, sondern in erster Linie nur den Oberflächenhäuten an der Grenze nach außen und nach innen die semipermeablen Eigenschaften zugeschrieben werden. Neuerdings wird diese Ansicht von Leneschkin, vielleicht mit Recht be-

stritten und dem Plasma als Ganzem die semipermeablen Eigenschaften zugesprochen, jedoch bleibt unsere weitere Darstellung davon unberührt. Im Gleichgewichtszustand müssen wir annehmen, daß die Saugkraft des Plasmas stets gleich der Saug-



Figur 5. Quellungskurve des Plasmas (Karposporen von Lemanea) verglichen mit den Quellungskurven anderer Quellkörper. Das Volumen bei einer relativen Dampfspannung von 97,4 % (molare Zuckerlösung) wurde in allen Fällen gleich 1 gesetzt. Die theoretische Plasmaquellungskurve würde sich ergeben, wenn man den Innendruck noch mit in Betracht zieht.

kraft des Zellsaftes ist. Wird der Zelle Wasser entzogen, so verliert zuerst das Plasma Wasser; dieses entnimmt aber seinerseits dem Zellsaft solange Wasser, bis wiederum ein Ausgleich stattgefunden hat. Wir sehen also, daß wir in Gleichung (1) (S. 18) unter $S_{\text{-Zellinhalt}}$ nach Belieben die Saugkraft des Plasmas oder die Saugkraft des Zellsaftes verstehen können, die stets gleich

sind und sich niemals summieren, gleichgültig ob die Zelle viel oder wenig Plasma enthält.

Eine jede Änderung der Saugkraft des Zellsaftes muß eine entsprechende Änderung der Saugkraft des Plasmas hervorrufen. Wir wissen aber, daß einer Steigerung der Saugkraft bei Quellkörpern eine Entquellung, einer Abnahme eine Quellung entspricht. Der Quellungszustand des Plasmas muß somit ständigen Veränderungen unterworfen sein. Eine experimentelle Feststellung dieser Tatsache stößt auf große Schwierigkeiten, denn Volummessungen der Protoplasten in gewöhnlichen plasmaarmen Zellen sind nicht durchführbar. Dagegen lassen sie sich leicht an vollkommen vakuolenfreien Zellen ausführen. Eine jede Volumänderung des ganzen Zellinhaltes gibt ja in diesem Falle die Volumänderung des Plasmas an. Solch eine Messung wurde an den Karposporen von Lemanea, einer Süßwasserrotalge, vom Verfasser ausgeführt; die Ergebnisse sind auf Fig. 5 graphisch dargestellt. Zum Vergleich sind auch die Quellungskurven von einigen Quellkörpern mitangeführt. Wie man sieht, zeigt das Plasma wie alle Quellkörper die charakteristische scharfe Biegung der Kurve bei einer relativen Dampfspannung von etwa 96 %. Lebendes Protoplasma verhält sich also in Bezug auf die Quellungseigenschaften genau ebenso wie die anderen Quellkörper, indem es den größten Teil des Wassers verhältnismäßig leicht abgibt, den Rest aber nur schwer verliert. Von einer Volumkonstanz des Plasmas bei plasmolytischen Versuchen, wie man sie früher annahm, kann also nicht die Rede sein. Denn wenn schon in diesem Falle bei Lemanea, wo wir sehr zähes Protoplasma vor uns haben, die Volumänderungen so beträchtlich sind, so werden sie bei flüssigem Plasma, das sich wohl zum Teil seinen Eigenschaften nach den Lösungen nähert, noch sehr viel bedeutender sein. Bei Lemanea entspricht einer Abnahme der relativen Dampfspannung von 1 %, im Interval von 100 % bis etwa 96 % eine Volumabnahme des Plasmas von etwa 10—12 %; von 96 % relativer Dampfspannung ab ist die Volumabnahme rund zehnmal geringer. Allgemein gültige Werte wird man jedoch in dieser Beziehung nicht nennen können; bei den einzelnen Zellen werden die Verhältnisse verschieden sein, wenn auch die allgemeine Form der Quellungskurven aller Wahrscheinlichkeit nach dieselbe bleiben wird.

Erwähnen wollen wir auch, daß der osmotische Druck des Zellsaftes nicht direkt auf der Zellwand lastet, sondern den Plasmabelag zusammenpresst, solange bis der Quellungsdruck des Plasmas dieselbe Höhe erreicht wie der osmotische Druck. Dieser äquilibriert dann einerseits den osmotischen Druck, andrerseits ruft er die Membranspannung hervor. Unter dem Turgordruck, der gleich dem Wanddruck ist, können wir also entweder den osmotischen Druck des Zellsaftes oder den Quellungsdruck

des Plasmas verstehen. Eine Summation derselben kommt auch in diesem Falle nicht in Frage. Fehlen Vakuolen vollkommen, so wird die Turgeszenz der Zellen durch den Quellungsdruck allein bedingt.

Bei den Berechnungen, die wir auf S. 19 durchführten, nahmen wir an, daß die osmotischen Werte sich umgekehrt proportional dem Volumen des Zellinhaltes ändern. Sobald der Zellinhalt zu einem wesentlichen Teil aus Plasma besteht, wird diese Rechnung nicht mehr stimmen, denn die Volumänderungen des Plasmas werden einer anderen Gesetzmäßigkeit folgen als diejenigen des Zellsaftes.

Da Volummessungen des Plasmas bei den meisten Zellen nicht durchführbar sind, so wollen wir als Maß des Quellungszustandes des Plasmas stets die Saugkraft des Plasmas, die gleich der Saugkraft des Zellsaftes ist, annehmen. Letztere können wir ja leicht bestimmen und erhalten auf diese Weise auch einen Anhaltspunkt für den Plasmazustand.

Durch den auf die Zellwand ausgeübten Innendruck des Zellinhaltes können die inneren Schichten der Membran ebenfalls zur Entquellung gebracht werden, bei Turgorabnahme quellen sie dann auf. Jedoch spielen diese Verhältnisse nur bei einigen Pflanzen eine Rolle; es sei deshalb auf sie nur hingewiesen.

Literatur.

Walter, H., Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse (Jahrb. f. Wiss. Bot. 62, 145, 1923).
Walter, H., Plasmaquellung und Wachstum (Zeitschr. f. Bot. 16, 353, 1924).

6. Die Wasserverhältnisse in Zellgeweben.

Nachdem wir die Verhältnisse einer einzelnen Zelle kennen gelernt haben, können wir uns den Geweben zuwenden; denn die typisch höhere Pflanze, die wir hier in erster Linie betrachten wollen, besteht ja immer aus einer unendlich großen Zahl von Zellen. Nur wenige von ihnen werden unmittelbar an die Außenwelt grenzen und das Wasser direkt aus der Umwelt aufnehmen oder an diese abgeben. Die meisten Zellen grenzen an andere Zellen derselben Pflanze. Wie gestalten sich hier die Wasserverhältnisse? Ausschlaggebend für die Wasseraufnahme oder Wasserabgabe der Zellen ist wiederum einzig und allein die Saugkraft der Zelle. Besitzen alle Zellen gleiche Saugkraft, so herrscht Gleichgewicht. Stellen wir uns aber jetzt einen Zellfaden vor, bei dem nur die oberste Zelle Wasser an die Luft abgeben kann und nur die unterste Wasser aufnimmt (s. Fig. 6), so wird hier ein ständiger Strom von unten nach oben fließen.

Nehmen wir an, die Zellen seien vorher alle wassergesättigt gewesen, ihre Saugkraft = 0. Jetzt verliert die obere Zelle Wasser. Es tritt eine Volumverkleinerung ein, die eine Abnahme der Wandspannung und geringe Zunahme der Saugkraft des Zellinhaltes bedingt. Infolgedessen wird die Zelle 1 eine gewisse Saugkraft entwickeln und der Zelle 2 Wasser entziehen; auch hier entsteht eine Saugkraft, Zelle 2 entzieht jetzt Zelle 3 Wasser usw., bis die unterste Zelle schließlich Wasser von außen aufnimmt. Da das Wasser bei der Diffusion durch die Zellwand einen erheblichen Widerstand zu überwinden hat, so muß jede nächst höhere Zelle gegenüber der nächst unteren eine um einen gewissen Betrag höhere Saugkraft besitzen. Dieser Betrag wird umso größer sein müssen, je rascher der Wasserstrom sein soll und je größer der Diffusionswiderstand wird. Verliert die oberste Zelle viel Wasser, so wird auch das Saugkraftgefälle von Zelle zu Zelle ein stärkeres sein als bei einem geringen Wasserstrom. Je weiter also eine Zelle von der Wasserquelle liegt, desto höher wird ihre Saugkraft sein. Der Wasserstrom geht dabei immer in der Richtung von einer geringeren zu einer höheren Saugkraft der Zelle. Die Konzentration des Zellinhaltes ist dabei ohne Bedeutung. Wenn z. B. in einem Falle die Saugkraft des Zellsaftes 5 Atm. beträgt, der Wanddruck nur 1 Atm., bei einer zweiten Zelle dagegen die entsprechenden Zahlen 10 und 8, so wird die Zelle 1, trotz der geringeren Konzentration des Zellsaftes, Wasser der Zelle 2 entnehmen, denn im ersten Falle ist die Saugkraft der Zelle 5 — 1 = 4 Atm., im zweiten nur 10 — 8 = 2 Atm.

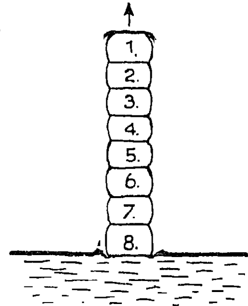


Fig. 6. Erklärung im Text.

Erwähnt muß noch werden, daß bei Zellen im Gewebeverband, insofern noch eine Komplikation eintreten kann, als hier nicht nur der Wanddruck allein einer Volumvergrößerung und somit auch einer Wasseraufnahme der Zelle entgegenwirkt, sondern auch der Widerstand von Seiten der Nachbarzellen. Bei lockerem Gewebe, bei dem die einzelnen Zellen größtenteils an Interzellularen stoßen, wird dieser Komponente keine große Bedeutung zuzuschreiben sein. Je dichter aber das Gewebe ist, desto beschränkter ist der Raum für die einzelne Zelle; sie wird sich häufig deformieren müssen. Namentlich die Anwesenheit von festen mechanischen Zellen wird die übrigen an der vollen Ausdehnung hindern. Bezeichnen wir diesen Außendruck, der sich zum Wanddruck W hinzuaddiert, mit A, so nimmt die Gleichung (1) (s. S. 18) die Form an $S_{\text{Zelle}} = S_{\text{Zellinhalt}} - (W + A)$. Bei geringer Volumabnahme der Zellen des Gewebes wird A

sich sehr rasch verringern, und wir können daraus schließen, daß ein Gewebe schon bei verhältnismäßig geringer Entfernung vom Wassersättigungszustand also bei geringen Wasserverlusten einen raschen Anstieg der $S_{\text{-Zelle}}$ aufweisen kann. Die Wasserschwankungen werden deshalb in einem Gewebe geringer sein als bei einer isolierten Zelle. Der Turgordruck ist in diesem Falle gleich dem Wanddruck und Außendruck ($T = W + A$).

Im allgemeinen sind die Widerstände, die bei einer Diffusion des Wassers von Zelle zu Zelle zu überwinden sind, doch so große, daß eine Wasserversorgung auf weitere Strecken auf diese Weise nicht möglich ist. Zur Überwindung des Filtrationswiderstandes von Zelle zu Zelle muß das Saugkraftgefälle ziemlich beträchtliche Werte erreichen. So fand z. B. Ursprung bei den Palisadenzellen eines Efeublattes bei der dritten Zelle von einem Gefäß an gerechnet, eine Saugkraft der Zelle von 12,1 Atm., bei der 210ten Zelle dagegen schon eine Saugkraft von 32,6 Atm. Zur Überwindung des Filtrationswiderstandes von 207 Zellen war also eine Saugkraft von 20,5 Atm. notwendig. Im Mittel betrug also der Saugkraftanstieg bei jeder nächstfolgenden Zelle 0,1 Atm. Natürlich gilt dieser Wert nur für diesen speziellen Fall. In anderen Fällen können die Werte niedriger oder höher sein, je nach der Stärke des Wasserstromes und je nach der Dicke und Durchlässigkeit der Membranen. Immerhin sehen wir, daß bei einer Wasserversorgung von Zelle zu Zelle die Saugkraft der Zelle schon bei kleinen Gewebestücken sehr bald Werte annehmen wird, die zu einer starken Entspannung der Membranen führen, bei denen also die Turgeszenz verloren geht. So haben auch schon die Versuche von Westermaier ergeben, daß Streifen aus dem Wassergewebe von Peperomia und Tradescantia, die in etwas erschlafftem Zustande mit dem unteren Teile in Wasser getaucht wurden, nur auf einer Strecke von 2—4 cm über der Wasseroberfläche ihre Turgeszenz wiedererlangten. Auch Reinke fand, daß bei Algen und Blättern von Wasserpflanzen, die keine Gefäße besitzen (z. B. Elodea, Vallisneria), der aus dem Wasser in die Luft ragende Teil bis auf etwa 2 mm in kurzer Zeit vertrocknet. Wir finden deshalb auch bei allen größeren Landpflanzen als besondere Anpassung an das Luftleben zur Beförderung des Wassers auf größere Entfernung ein Leitungssystem mit geringen Widerständen. Landpflanzen, bei denen ein Leitungssystem meist ganz fehlt, wie Moose, Flechten, Pilze und Luftalgen, können deshalb nur an solchen Stellen wachsen, wo die Luft dauernd feucht ist, oder aber sie besitzen die Fähigkeit, ganz auszutrocknen und erst bei Benetzung zu neuer Lebenstätigkeit zu erwachen.

Auf geringen Entfernungen spielt jedoch die Diffusion von Zelle zu Zelle bei der Wasserversorgung aller Pflanzen stets

eine Rolle. Schematisch werden wir deshalb eine höhere Blütenpflanze so darstellen können: (s. Fig. 7). Die äußeren Zellschichten der Wurzel entnehmen das Wasser direkt aus dem Boden. Es wird darauf von Zelle zu Zelle bis zu den Leitbahnen weitergegeben. In den Leitbahnen strömt es dann nach oben, hauptsächlich in die Blätter, hier geht es wieder von Zelle zu Zelle weiter, bis es von den an die Außenluft oder hauptsächlich an die inneren Lufträume der Pflanze stoßenden Zellen abgegeben wird.

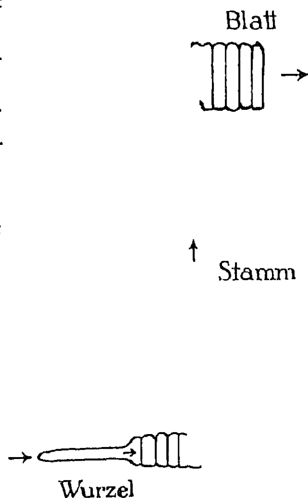


Fig. 7. Erklärung s. im Text.

Demnach zerfällt der Wasserhaushalt der Pflanze in 3 Teile: 1. die Wasseraufnahme, 2. die Wasserleitung und 3. die Wasserabgabe (oder Transpiration). Jede dieser Teilfunktionen wird von besonderen Organen besorgt: die Aufnahme durch die Wurzeln, die Leitung durch den Stengel, die Wasserabgabe durch die Blätter. Wir werden diese Teilfunktionen der Pflanze einzeln behandeln müssen, sodann aber sie alle zusammenfassen und die Wasserbilanz der ganzen Pflanze betrachten. Denn nur das Verhältnis der Wasseraufnahme zur Wasserabgabe gibt uns einen Begriff von dem Wasserhaushalt der Pflanze und von dem Sättigungszustand der Gewebe, somit auch dem Quellungszustand des Plasmas, von dem letzten Endes alle Lebensvorgänge ebenso abhängen, wie von der Atmung.

Literatur.

Höfler, K, 1920 l. c.
Reinke, J, Über einige kleine in bot. Inst. zu Kiel ausgeführte pflanzenphysiologische Arbeiten (Ber. d. deutsch. bot. Ges. **20**, 97 1902).
Renner, O., Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung (Jahrb. f. wiss. Bot. **56**, 617, 1915.)
Ursprung, A. und Hayoz, C, Zur Kenntnis der Saugkraft VI (Ber. d. deutsch. bot. Ges. **40**, 368, 1922).

7. Das Wasser im Boden.

Die Quelle, aus der die Landpflanze das für ihr Leben notwendige Wasser schöpft, ist der Boden. Vom pflanzenphysiologischen Gesichtspunkte aus betrachtet, können wir unter Boden die obere durch Sonnenenergie, atmosphärisches Wasser und Organismen veränderte Verwitterungsschicht der festen Erdrinde verstehen. Bei den Kulturböden unterscheiden wir noch die

oberste bearbeitete und für die angebauten Pflanzen besonders wichtige Schicht — die Ackerkrume — von dem darunter liegenden Untergrund. Der Boden ist natürlich kein einheitlicher Körper; er besteht vielmehr aus festen Bestandteilen von verschiedenster Größe, aus Wasser und darin gelösten Stoffen und schließlich auch aus Zwischenräumen, die mit Luft gefüllt sind. Wir können ihn deshalb als ein grob- und kolloiddisperses System auffassen, in dem die festen Bestandteile das Dispersionsmittel bilden und in dem Wasser und Luft als disperse Phase vorkommen. Wir wollen hier nur diejenigen Fragen berühren, die für die Wasserführung des Bodens von Wichtigkeit sind, denn bevor man sich der Wasseraufnahme der Pflanzen zuwendet, muß man darüber orientiert sein, in was für einem Zustand das Wasser sich im Boden befindet.

Der Boden erhält in den meisten Fällen das Wasser in Form von atmosphärischen Niederschlägen. Das auf ihn gelangende Regenwasser beginnt sofort zu versickern. Ein Teil fließt, den Gesetzen der Schwere gehorchend, in den Untergrund ab (Senkwasser), der andere Teil dagegen wird vom Boden zurückgehalten (Haftwasser). Dieses benetzt die Oberfläche der einzelnen Bodenteilchen und wird von ihnen adsorbiert, oder aber es bildet eine Reihe ineinander übergehender Wasserhäutchen, die das Bestreben haben, sich möglichst gleichmäßig nach den Kapillargesetzen in der ganzen Bodenmasse auszubreiten. Daneben finden sich im Boden Teilchen, die das Wasser nicht nur kapillar oder adsorbiert an der Oberfläche zurückhalten, sondern die das Wasser aufnehmen und dabei aufquellen. Hierher gehören namentlich die Bodenkolloide wie Aluminiumhydroxyd, Eisenhydroxyd und Kieselsäuregele, die Tonerde und die Humussubstanzen. Wir haben demnach im Boden: kapillares, adsorbiertes und Quellungswasser zu unterscheiden. Ist der Abfluß nach unten mechanisch verhindert und kommt von oben immer neues Wasser zu, so wird es allmählich sämtliche Hohlräume zwischen den festen Bodenbestandteilen ausfüllen und die Luft verdrängen. Diese Verhältnisse liegen z. B. im Sumpfboden vor. Trotz des großen Wassergehaltes ist der Sumpfboden aber für die meisten Pflanzen nicht günstig. Ein erhöhter Wassergehalt im Boden wird für die Pflanzen nur solange von Nutzen sein, als gleichzeitig auch genügend Luft zur Verfügung steht. Fehlt diese, so wird erstens die Atmung der Wurzeln im Boden sehr erschwert, zweitens treten auch durch bestimmte Mikroorganismen hervorgerufene Gärungen ein, bei denen sich für höhere Pflanzen giftige Stoffe bilden können. Bei guter Durchlüftung des Bodens aber wird ein erhöhter Wassergehalt des Bodens für die Pflanze stets günstig sein.

Von welchen Eigenschaften des Bodens hängt nun sein Wassergehalt ab? Wenn wir zunächst das kapillar im Boden festgehaltene Wasser betrachten, so ist dafür in erster Linie die Größe und Form der Hohlräume des Bodens von Bedeutung.

Das Porenvolumen hängt im Wesentlichen von der Größe und der Lagerung der Bodenteilchen ab. Wir unterscheiden folgende Teilchengrößen im Durchmesser:

> 2 cm = Stein, Geröll
2 — 0,2 cm = Kies
0,2 — 0,02 cm = Grobsand
0,02 — 0,002 cm = Feinsand
0,002 — 0,0002 cm = Schluff
< 0,0002 cm = Kolloidton, Rohton.

Stellen wir uns einen Boden, der nur aus Steinen besteht, vor. Bei einer unregelmäßigen Lagerung werden in diesem Falle stets große Hohlräume zwischen den einzelnen Steinen verbleiben, der Boden hat ein großes Porenvolumen. Gesellen sich nun zu den Steinen die feinen Bestandteile, so werden sie die Hohlräume teilweise ausfüllen, und je mehr feine Bestandteile zugegen sind, desto geringer werden die Zwischenräume sein. Im allgemeinen wird deshalb das Porenvolumen im Boden desto größer sein, je grobkörniger er ist. Aber der Wassergehalt des Bodens ist nicht nur von der Größe, sondern auch von der Form des Porenvolumens abhängig. Wir haben im Boden fast nur von Wasser benetzbare Körper vor uns, sodann Wasser und Luft. Überall, wo die Poren die Form von schmalen Röhren oder von Spalten zwischen zwei Flächen annehmen, müssen sich Wassermenisci bilden, die eine mehr oder weniger lange Wassersäule halten können, ebenso wie ja auch der Menicus in einer Glaskapillare das Wasser zurückhält oder auch ein Anstieg des Wassers zwischen zwei genäherten Glasplatten zu beobachten ist. Für die Kapillaritätserscheinungen gilt nun das Gesetz, daß die Höhe der durch die Oberflächenspannung gehaltenen Wassersäule umgekehrt proportional dem Radius der Röhre oder dem Abstande zweier Flächen ist. Je schmäler also die Porenkanäle im Boden sind, desto höher werden die kapillar gehaltenen Wassersäulen sein. Haben wir einen Boden mit relativ großen Poren, so wird das Wasser beim Durchfließen in diesen nicht zurückgehalten und nur in der Nähe der Berührungspunkte der festen Bodenteile haften. Der größte Teil der Poren bleibt mit Luft erfüllt, die Wasserkapazität, d. h. die maximale zurückgehaltene Wassermenge eines solchen Bodens wird nur gering sein. Werden aber die Poren immer kleiner, so sind auch die Abstände zwischen den Flächen immer geringer; von einer bestimmten Korngröße an, müssen die Menisci das ganze Wasser zwischen den festen Teilchen zurückzu-

halten vermögen, und die Wasserkapazität steigt dann plötzlich an. Das zeigen z. B. von Wollny gefundene Zahlen: (Mitscherlich S. 133.):

Quarzsand (Korngröße in mm)	1,00 bis 2,00	0,50 bis 1,00	0,25 bis 0,50	0,171 bis 0,25	0,114 bis 0,171	0,071 bis 0,114	0,01 bis 0,071
Gewichtsprozente des zurückgehaltenen Wassers	2,33	2,68	2,94	3,47	4,25	24,7	27,1

Diese Verhältnisse gelten aber nur, solange die Bodenteilchen einzeln liegen, der Boden sich, wie man sagt, in Einzelkornstruktur befindet. Bei den guten Kulturböden sind dagegen die Bodenteilchen meist zu Krümeln verklebt. Betrachten wir einen Krümel einzeln, so wird er sich wie ein feinkörniger Boden verhalten, die Kapillarräume sind hier eng und sie werden sich mit Wasser vollkommen füllen. Zwischen den einzelnen Krümeln dagegen werden große Poren verbleiben, die zum größten Teil mit Luft erfüllt sind. So sehen wir, daß ein Boden mit Krümelstruktur sich teils wie ein fein-, teils wie ein grobkörniger Boden verhält. Die relativ hohe Wasserkapazität hat er mit ersterem, die gute Durchlüftung mit letzterem gemein — er vereinigt also die Vorteile beider Böden, ohne ihre Nachteile zu haben. Es ist deshalb verständlich, daß das Bestreben des Landwirtes dahin geht, eine möglichst gute Krümelstruktur dem Boden zu verleihen und diese dann auch zu erhalten. Die ganze landwirtschaftliche Bodenbearbeitung ist auch in erster Linie bewußt oder unbewußt auf die Erreichung dieses Zieles gerichtet. Auf Einzelheiten können wir an dieser Stelle nicht eingehen. Es sei auf die angeführte Literatur verwiesen.

Die einzelnen Bodenteilchen werden z. T. durch die Bodenkolloide zu Krümeln vereinigt, z. T. spielt auch das zwischen ihnen befindliche Wasser eine Rolle. Man denke daran, wie leicht feuchter Sand in Krümeln vereinigt bleibt, und wie er beim Austrocknen oder beim Aufschlämmen in Wasser sofort in die Einzelkörner zerfällt. Zwei Glasplatten, zwischen die man Wasser bringt, werden ja auch fest zusammengehalten, während sie in trockenem Zustande oder unter Wasser sich leicht voneinander ablösen lassen. Man versteht deshalb auch, daß ein Boden, der sich in Krümelstruktur befindet, sich sofort in die einzelnen Teilchen auflösen wird, wenn er durch zu ergiebigen Regen oder Überschwemmung aufgeschlämmt wird. Seine in bezug auf Wasser- und Durchlüftungsverhältnisse so günstigen Eigenschaften gehen dabei vollkommen verloren.

Aus dem Gesagten geht zur Genüge hervor, daß die Wasserkapazitätsbestimmungen sehr verschieden ausfallen werden, je nachdem, ob man den Boden locker oder fest in ein Gefäß füllt und je nachdem, ob die Bodensäule niedrig oder hoch ist.

Im ersten Falle werden, da auch die Wassersäulen nur kurz sind, selbst verhältnismäßig breite Hohlräume noch ganz mit Wasser gefüllt sein, im letzteren werden diese schon meist leer sein, da die Menisci die Wassersäulen nicht halten können und nur die engen Kapillarräume mit Wasser gefüllt bleiben — die Bestimmung der Wasserkapizität wird geringere Werte ergeben. Besonders unzweckmäßig ist es, vorher den Boden aufzuschlämmen, da er dabei in Einzelkornstruktur übergeht und die Verhältnisse sich gegenüber den normalen wesentlich ändern. Deshalb sind auch die zahlreichen Wasserkapazitätsbestimmungen, die gemacht werden, nur schwer miteinander vergleichbar und für die Verhältnisse in der Natur in den meisten Fällen wertlos.

Außer dem kapillaren Wasser, das für die Pflanze am wichtigsten ist, finden wir im Boden, wie bereits erwähnt, Adsorptions- und Quellungswasser. Ein fester Körper adsorbiert stets an seiner Oberfläche die ihn umgebenden Gase. In besonders hohem Grade gilt das vom Wasserdampf, der sich an der Oberfläche verdichtet und auf diese Weise ein unmeßbar dünnes Wasserhäutchen um den Körper bildet. Bei diesem Vorgange wird eine gewisse Wärmemenge frei, die unter sonst gleichen Umständen umso größer ist, je größer die Grenzfläche zwischen festen und gasförmigen Körpern ist. Auf Grund dieser Tatsachen hat Mitscherlich versucht, aus der Menge des adsorbierten Wassers und der freiwerdenden Wärme die Bodenoberfläche zu berechnen. Jedoch haben die Zahlen mehr relativen Wert, da über die Dicke der adsorbierten Wasserhäutchen noch zu wenig Sicheres bekannt ist. Mit zunehmender Wasseradsorption wird das Wasser immer weniger fest gehalten, die Benetzungswärme nimmt ab, bis sie bei vollkommener Benetzung gleich Null wird. Nach Mitscherlich soll dabei die relative Dampfspannung des Bodenwassers noch nicht 100% relative Dampfspannung, sondern nur etwa 95% erreichen (Dampfspannung einer 10% Schwefelsäure). Richtiger ist vielleicht, daß die weitere Wassermenge, so wenig fest adsorbiert wird, daß man die Benetzungswärme vernachlässigen darf. Die vom Boden über 10% Schwefelsäure aufgenommene Wassermenge bezeichnet Mitscherlich als hygroskopisches Wasser. In Prozenten des Trockengewichtes berechnet, erhalten wir für eine Reihe von Bodenarten folgende Zahlen:

Feiner tertiärer Quarzsand	0,034	Milder Lehmboden	3,00
Desgl. im Mörser pulverisiert	0,068	Wiesenboden I. Klasse	3,19
Kohlensaurer Kalk	1,00	Kaolin	5,40
Sandboden (Krume)	1,06	Strenger Lehmboden	6,54
Lehmiger Sandboden	1,40	Tiefland Moorboden	18 42
Sandiger Lehmboden	2,90	Desgl.	18,88
		Strenger Tonboden (Java)	23,81

Im allgemeinen ist also die Menge des adsorbierten Wassers sehr gering, sie steigt mit Zunahme der feinkörnigen Bestandteile, also mit Vergrößerung der Oberfläche, deutlich an. Beim Moor- und Tonboden ist mit dem adsorbierten Wasser gleichzeitig auch das Quellungswasser mit eingerechnet. Daß Quellungsvorgänge im Boden, namentlich bei Humusböden, eine wichtige Rolle spielen, sieht man aus den Volumänderungen, die ein Boden beim Befeuchten erfährt. Wir entnehmen Ramann folgende Zahlen:

	Volumverhältnis trocken		Volumverhältnis feucht
Sandböden	1	:	1
Lößböden	1	:	1,13
Weizenböden	1	:	1,24
Kalkreiche Lehmböden	1	:	1,29
Humusreiche Böden	1	:	1,34
Moorerde	1	:	1,38

In humusreichen Böden wird das Wasser hauptsächlich vom Humus zurückgehalten. Um einen Begriff von der Wassersättigung eines solchen Bodens zu erhalten, bestimmt man am besten das Verhältnis *Wasser* : *Humus*. Es zeigt sich, daß bei gleicher Wassersättigung dieses Verhältnis nahezu konstant bleibt, selbst bei großen Schwankungen des Wasser- und Humusgehaltes. Crump gibt z. B. folgende Zahlen an:

	Wasser	Humus	Verhältnis
Humusboden bei 1 — 2,5 Zoll	170 %	55,5 %	3,0
Sandiger Boden darunter	30,4 %	10,4 %	2,9

Fällt der Humusgehalt unter 10 %, so können die Adsorptions- und Kapillaritätserscheinungen bei den mineralischen Bestandteilen nicht mehr vernachlässigt werden und das Verhältnis *Wasser* : *Humus* ist nicht mehr allein ausschlaggebend.

Trocknet ein Boden einmal vollkommen aus, so adsorbieren die festen Teile an den Oberflächen an Stelle von Wasserdampf die Luftgase und umgeben sich mit Lufthüllen. Ein solcher Boden wird unbenetzbar. Es dauert längere Zeit bis die Luftgase vom Wasserdampf verdrängt werden und die Benetzbarkeit sich wieder einstellt. Bei staubtrockenem Boden kann man leicht beobachten, wie der Regen oberflächlich abläuft, ohne überhaupt den Boden zu benetzen.

Die besprochenen Bodeneigenschaften bestimmen in erster Linie die Wasserkapazität. Die tatsächliche Wasserführung hängt dagegen noch von einigen anderen Eigenschaften ab — der Wasserleitung des Bodens und den Außenfaktoren, wie Niederschlagsmenge, Verdunstungsgröße, und dem Stande des

Grundwassers. Die Wasserleitung kann in beiden Richtungen vor sich gehen. Einmal sickert das atmosphärische Wasser nach unten durch, wobei die Durchlässigkeit des Bodens umso größer sein wird, je größer die Poren sind; ein anderes Mal kann das Grundwasser kapillar nach oben gehoben, oder das an der äußeren Bodenoberfläche verdunstete Wasser aus unteren Schichten wieder ersetzt werden. Diese Wasserhebung wird nach den Kapillaritätsgesetzen eine umso größere Steighöhe erreichen, je englumiger die Poren sind. Da aber mit abnehmendem Porenlumen der Reibungswiderstand an den Wänden beträchtlich zunimmt, so wird der Wasseranstieg immer langsamer vor sich gehen, bis er bei strengem Tonboden, bei dem noch durch Quellung die Poren verstopft werden, vollkommen aufhört. Eine Steighöhe von 1,5 m mag wohl der Maximalwert sein, bei dem noch die Pflanzenwurzeln das Grundwasser durch kapillaren Aufstieg im Boden auszunützen vermögen.

Die Verdunstung erfolgt hauptsächlich an der obersten feuchten Bodenschicht. Im Boden selbst ist die Luftzirkulation so behindert, daß eine Wasserdampfabgabe nur durch Diffusion stattfinden kann und praktisch nicht ins Gewicht fällt. Die Verdunstungsgröße hängt außer der Beschaffenheit der Bodenoberfläche wesentlich davon ab, ob die obere austrocknende Schicht das verdunstende Wasser aus den unteren Teilen ersetzen kann, also wiederum von der kapillaren Wasserleitung des Bodens.

Bei feinkörnigem Boden werden die Wasserhäutchen alle im Zusammenhang stehen und verzweigte Wasserfäden bilden (funikulärer Zustand des Kapillarwassers nach Versluys). Verdunstet das Wasser am oberen Ende der Fäden, so wird eine entsprechende Menge von unten nachgesaugt. Solch ein Boden kann demnach bei starker Verdunstung das ganze Wasser abgeben und trocknet verhältnismäßig tief aus. Bei grobkörnigem Boden, z. B. Sand, wird dagegen das Wasser nur an den Berührungspunkten der Bodenteilchen zurückgehalten, ohne zusammenhängende Fäden zu bilden (pendulärer Zustand). Das Wasser der oberen Bodenschichten verdunstet, sie trocknen aus, ohne Wasser aus der Tiefe nachzusaugen, wodurch die tieferen Schichten längere Zeit feucht bleiben. Außerdem wird nach einem Regen der grobdisperse Boden das Wasser leicht in tiefere Schichten durchsickern lassen, der feindisperse wird dagegen infolge seiner größeren Wasserkapazität, das Wasser in den oberen Schichten zurückhalten, die es später wieder leichter abgeben. Im allgemeinen werden deshalb die Schwankungen im Wassergehalt bei feindispersen Böden sehr viel stärker sein als bei grobdispersen, und man versteht es, daß in Steppengebieten häufig auf

Sandböden noch Baumwuchs anzutreffen ist, während auf der benachbarten Schwarzerde die Steppenpflanzen herrschen.

Im Interesse des Landwirtes liegt es natürlich die Verdunstung des Bodens möglichst herabzusetzen, damit das Wasser den Pflanzen zugute kommen kann. Er erreicht es, indem er die oberste Schicht lockert und den Zusammenhang mit der unteren unterbricht (flaches Schälen, Behacken). Gleichzeitig erleichtert er auch dem Regenwasser das Eindringen in den Boden, dessen Oberfläche mit der Zeit durch die aufschlagenden Regentropfen nur zu leicht festgeschlämmt wird, wodurch die Durchlässigkeit stark leidet.

In dieser kurzen Übersicht konnten nur die wichtigsten Gesichtspunkte genannt werden, die für ein Verständnis der Wasseraufnahme der Pflanze unbedingt notwendig sind. Sie werden aber genügen, um zu zeigen, wie verschieden die Quellen sein können, aus denen die Pflanzen das Wasser zu schöpfen genötigt sind. Eine genauere Kenntnis der Bodenverhältnisse ist deshalb auch für den Pflanzenphysiologen und namentlich Ökologen unbedingt notwendig.

Literaturverzeichnis.

Crump (Ref. in Zeitsch. f. Bot. 6, 281, 1914).
Ehrenberg, Die Bodenkolloide 1918.
Mitscherlich, E. A., Bodenkunde für Land- und Forstwirte 1923.
Ramann, E., Bodenkunde 1911.
Wiegner, Boden und Bodenbildung in kolloidchemischer Betrachtung 1918.

8. Die Wasseraufnahme der Pflanze.

Als wasseraufnehmendes Organ dient der Pflanze das Wurzelsystem. Aber nicht die ganze Oberfläche der Wurzeln ist gleichwertig. Nur die Wurzelspitze und die daran anschließende Region der Wurzelhaare besitzen Oberflächenzellen mit wasserdurchlässigen Membranen. In den älteren Teilen sind die Zellen verkorkt und die Wurzel auf diese Weise nach außen vollkommen abgeschlossen.

Die Wasseraufnahme wird um so leichter vor sich gehen, je größer die aufnehmende Oberfläche ist. In den Wurzelhaaren haben wir in erster Linie solch eine oberflächenvergrößernde Einrichtung zu sehen. Von Bedeutung ist auch die morphologische Ausbildung des Wurzelsystems. Je reicher verzweigt es ist, desto größer wird auch die Zahl der aufnehmenden Enden sein. Je dichter es den Boden durchsetzt, desto besser kann das in ihm enthaltene Wasser ausgenützt werden. Wichtig ist es, zu wissen, ob die Wurzeln in die Tiefe gehen und tieferen Bodenschichten das Wasser entnehmen können, oder ob sie ganz auf die obersten Bodenschichten angewiesen sind, ob die Pflanze ein großes Bodenvolumen durchsetzt oder sich auf einen kleinen Raum beschränkt. Im allgemeinen erlauben aber die Angaben,

die man häufig in der Literatur findet, und die das Gewicht des Wurzelsystems oder die Gesamtlänge der Wurzeln angeben, noch keine Rückschlüsse über die Wasseraufnahmefähigkeit zu ziehen. Etwas eingehender sind nur die Waldbäume untersucht. So findet man z. B., daß bei der Kiefer in der Jugend die wasseraufnehmende Oberfläche etwa 8 mal größer ist, als bei der Tanne, gleichzeitig durchzieht auch das Wurzelsystem eine sehr viel größere Bodenmasse, so daß schon aus diesen Tatsachen die große Anspruchslosigkeit der Kiefer verständlich wird.

Außer der Größe der Oberfläche kommt für die Wasseraufnahme noch die Saugkraft der Wurzelzellen in Frage. Eine Aufnahme in die Pflanze kann natürlich nur dann stattfinden, wenn die Saugkraft der Wurzelhaare größer ist als die Kraft, mit der der Boden das Wasser zurückhält. Im allgemeinen dürfen wir wohl die aufgenommene Wassermenge proportional der Differenz dieser beiden Kräfte setzen. Wir wollen deshalb zunächst ein Urteil über die Größe dieser Kräfte zu gewinnen suchen. Wir betrachten zuerst die Wasseraufnahme als statisches Problem und fragen, wie weit das im Boden befindliche Wasser für die Pflanzen überhaupt ausnutzbar ist. Zu diesem Zweck müssen wir einerseits die maximalen Saugkräfte in den Zellen der Wurzelepidermis kennen, andererseits wissen, wie groß die Kräfte sind, mit denen der Boden das Wasser zurückhält.

Die maximale Saugkraft einer Zelle ist dann erreicht, wenn die Membran vollkommen entspannt ist; sie ist dann gleich der Saugkraft des Zellinhaltes bei Grenzplasmolyse. Hannig hat bei einer Reihe von einheimischen Pflanzen die Saugkraft der Wurzelzellen bei Grenzplasmolyse bestimmt und fand Werte von 6—14 Atmosphären. Allein diese Zahlen können noch nicht als äußerste Grenzwerte angesehen werden. Die Wurzelzellen besitzen die Fähigkeit, sich an die Wasserverhältnisse im Boden anzupassen, indem die Konzentration des Zellsaftes sich vergrößert und somit auch die Saugkraft steigt. Ursprung und Blum konnten dies nachweisen, indem sie Keimlinge von Vicia Faba mit den Wurzeln in verschieden starke Zuckerlösungen eintauchen ließen. Sie fanden dabei folgende Werte:

Lösung	Saugkraft der Zellen der Wurzelepidermis	Saugkraft des Zellinhaltes bei Grenzplasmolyse
Wasser	0,0 Atm.	7 Atm.
0,02 Mol Rohrzucker	0,5 Atm.	
0,04 Mol Rohrzucker	1,1 Atm.	
0,2 Mol Rohrzucker	5,3 Atm.	13,3 Atm.

Um die maximale Saugkraft der Wurzelzellen zu bestimmen, wird man deshalb am besten die Pflanzen in Zuckerlösung von stei-

gender Konzentration oder in Luft mit verschiedener relativer Dampfspannung halten und die Grenzwerte für das Wachstum feststellen. Da für das Wachstum Wasser unbedingt notwendig ist, so wird in allen den Fällen, wo Wachstum noch zu beobachten ist, Wasser aufgenommen. Die Saugkraft der Wurzel muß also größer sein, als diejenige der Zuckerlösung oder größer als die, welche der relativen Dampfspannung der Luft entspricht. Die Transpiration muß dabei vollkommen unterdrückt werden, um den Wasserbedarf möglichst herabzusetzen. Ein mit Erbsenkeimlingen ausgeführter Versuch zeigte gerade noch wahrnehmbares Wachstum in einer Lösung oder in Luft mit einer relativen Dampfspannung von 98—97,5%. Die Saugkraft der Wurzel wurde zu etwa 40 Atmosphären bestimmt. Von einer normalen Entwicklung der Pflanze kann aber in diesem Falle nicht die Rede sein. Die volle Turgeszenz wurde nicht erreicht.

Bei anderen Pflanzen mögen in einzelnen Fällen die Grenzwerte höher oder niedriger liegen. Bei Wüstenpflanzen fand Fitting in den Blättern Saugkräfte bei Grenzplasmolyse bis zu 100 Atmosphären. Die Saugkräfte in den Wurzeln werden in diesen Fällen vielleicht ebenfalls außergewöhnliche Werte erreichen, wenn sie auch niedriger sein müssen als in den Blättern.

Die Kräfte, die das Wasser im Boden zurückhalten, sind Kapillar-, Adsorptions- und Quellungskräfte. Über die Größe der Kapillarkräfte kann man sich ein Bild machen, wenn man berücksichtigt, daß bei einer Kapillare mit einem Radius von 1 mm oder bei einer Entfernung zweier Platten gleich 1 mm die Steighöhe etwa 15 mm beträgt. Einer Steighöhe von 10 m entspricht aber erst ein kapillarer Zug von 1 Atmosphäre. Die Steighöhe (h) ist umgekehrt proportional dem Radius oder der Schichtdicke (r), wobei $rh = 15$ (r und h in mm) ist. Daraus läßt sich leicht berechnen, daß erst bei einer Schichtdicke von 10^{-5} cm sich ein kapillarer Zug von 15 Atm. entwickeln wird. Festgestampftes Pulver von Zinkoxyd oder Stärke soll z. B. eine kapillare Anziehung für Wasser von etwa 4—6 Atm. zeigen. Da aber die Porenweite im Boden meist viel größer sein wird, die Pflanzen auch leicht größere Saugkräfte entwickeln können, so wird man wohl sagen dürfen, daß das kapillare Wasser im Boden den Pflanzen vollkommen zugänglich ist.

Anders liegen die Verhältnisse beim Adsorptionswasser, das von Mitscherlich als hygroskopisches Wasser bezeichnet wird. Er bestimmt es, indem er den Boden über 10% Schwefelsäure Wasser aufnehmen läßt, ihn also bei einer Dampfspannung von 95% hält, was einer Saugkraft von etwa 65 Atm. entspricht. Nur die wenigsten Pflanzen werden so hohe Saugkräfte in den

Wurzeln erzeugen können, um dem Boden noch dieses Wasser zu entziehen.

Abweichend von Mitscherlich bezeichnen Briggs und Schantz als hygroskopischen Koeffizienten — das Wasser, das der Boden in dampfgesättigter Atmosphäre aufnimmt. Da in diesem Falle im Boden bei einer relativen Dampfspannung von 100% eine Saugkraft nicht vorhanden ist, so werden die Pflanzen einen Teil dieses Wassers aufnehmen können. Der für die Pflanzen nicht ausnutzbare Teil des Bodenwassers muß also größer als die Werte von Mitscherlich (bei 95%) und kleiner als die Werte von Briggs und Schantz (bei 100%) sein. Die Zahlen sind nicht an denselben Bodenproben ermittelt, deshalb auch nicht ohne weiteres zu vergleichen. Immerhin wollen wir sie der Übersichtlichkeit halber zusammenstellen:

Nach Mitscherlich				Nach Briggs und Schantz			
Bodenart	Wasserkapaz. Gew.-Proz.	Hygroskop. Gew.-Proz.	Verhältnis	Bodenart	Wasserkapaz.	Hygroskop.	Verhältnis
Sandboden	18,8	0,9	0,05	Grober Sand	23,2	0,5	0,02
Lehmiger Sandboden	21,9	1,3	0,06	Feiner Sand	28,5—31,4	1,5—2,3	0,06
Sandiger Lehmboden	20,2	1,6	0,08	Sandig. Lehm	44,9—50,1	3,5—6,3	0,10
Humoser Sandboden	23,1	1,8	0,08	Lehm	55,9—59,8	7,8—9,8	0,15
Humusreicher Sandboden	52,8	4,2	0,08	Streng. Lehm (Clay Loam)	54,2—69,5	9,6—11,4	0,17
Strenger Tonboden	80 9	14,0	0,17				
Moorboden	126,0	17,0	0,135				

Ein Vergleich dieser Zahlen zeigt, daß sie sich nur wenig von einander unterscheiden. In beiden Fällen ist es nur ein geringer Bruchteil der Wasserkapazität, der auf das hygroskopische Wasser entfällt. Der größte Teil des im Boden zurückgehaltenen Wassers entfällt auf den Anteil des Kapillarwassers, denn das Quellungswasser ist bereits zum Teil im hygroskopischen Wasser mit einbezogen.

Daraus folgt, daß der größte Teil des Bodenwassers von der Pflanze leicht ausgenutzt werden kann, und nur bei sehr humusreichen Böden und bei strengen Tonböden übersteigt der nicht ausnutzbare Teil 10% der Wasserkapazität. Daraus folgt, daß eine weitere starke Steigerung der Saugkraft in den Wurzeln der Pflanze denselben nur sehr geringe neue Wassermengen zugänglich machen würde und somit wohl nur geringen Wert hat.

ivingston versuchte die Kraft, mit der der Boden das :r zurückhält, direkt zu bestimmen, indem er in den Boden meter mit verschieden konzentrierten Zuckerlösungen ver- : und beobachtete, ob eine Wasseraufnahme oder -abgabe den Osmometer stattfindet. Die Zahlen, die er fand, sind ırscheinlich hoch. So bestimmte er z. B. die Saugkraft feinen Sandbodens mit 5% Wasser zu 72 Atm. Wie man lieses Ergebnis zu erklären hat, ist noch fraglich. Der hte Kontakt zwischen Osmometer und Boden kann allein verantwortlich gemacht werden, denn bei einer geringeren 'en Dampfspannung an der Oberfläche des Osmometers im ltnis zum Boden könnte das Wasser auch in Dampfform erwandern. Eine genaue Bestimmung der relativen Dampf- ıng in der Bodenluft würde uns vielleicht die sicherste ›de liefern zur Bestimmung der Kräfte, mit denen der das Wasser zurückhält.

ei allen diesen Betrachtungen darf man aber nicht ver- ı, daß die Wasseraufnahme der Pflanzen nicht nur ein hes, sondern in noch viel höherem Maße ein dynamisches :m ist. Es kommt nicht nur darauf an, daß die Pflanze r aufnehmen kann, sondern, daß sie so viel Wasser ımen kann, als sie durch die Transpiration verliert. Die lerungen an das Wurzelsystem werden deshalb um so · sein, je mehr Wasser die Pflanze verbraucht, je größer ie Verluste durch die Transpiration sind. Man sieht daraus, ine eindeutige Lösung des Problems der genügenden raufnahme nicht möglich ist.

urch die Wasseraufnahme einer Wurzel werden die an grenzenden Bodenteile wasserärmer werden. Das Gleich- ıt der Kapillarkräfte wird gestört, und es muß Wasser en entfernteren Teilen zur Wurzel strömen. Betrachten ıige Bodenteile, die mit kapillaren Wasserhüllen umgeben Fig. 8). Die Oberfläche der Teilchen wird von verhältnis- dünnen Wasserhäutchen bedeckt sein. An den Berührungs- der Teilchen wird infolge der konkaven Oberfläche aber tarke Zunahme der Schichtdecke stattfinden, bis sich die ächenkräfte im Gleichgewicht befinden. Wird nun bei *B* eine Wurzel Wasser entzogen und die Schichtdicke abneh-)unktierte Linie), so wird das Gleichgewicht gestört und es Wasser nach *B* hin. Die Schichtdicke nimmt überall ab ; tritt ein neues Gleichgewicht ein. Geht die Wasser- me durch die Wurzel weiter, so wird auch der Zustrom n benachbarten Bodenteilen fortdauern. Allmählich nimmt ie Schichtdicke der Wasserhüllen immer mehr ab und :ibungswiderstand, den der Wasserstrom zu überwinden rd immer größer. Nach Bachmann soll dieser Wider-

stand etwa der dritten Potenz der Schichtdicke umgekehrt proportional sein. Jedenfalls ist der Exponent größer als 1. Durch den Reibungswiderstand verlangsamt sich der Wasserstrom, und so kann schließlich ein Stadium eintreten, bei dem der Zustrom des Wassers zur Wurzel geringer wird, als die durch die Wurzel aufgenommene Wassermenge. Die der Wurzel benachbarten Bodenteile verarmen an Wasser, und die Aufnahme wird geringer schon zu einer Zeit, wo noch in entfernteren Teilen des Bodens genügend kapillares Wasser vorhanden ist.

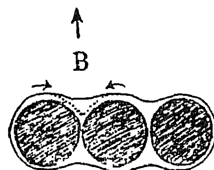


Fig. 8.
Erklärung s. im Text.

Die Dicke der Wasserhüllen hängt auch von der Größe der Bodenteilchen ab. Im Gleichgewicht umgeben sich die größeren Teilchen mit dickeren Wasserschichten als die kleineren; deshalb machen Steine im Boden stets einen feuchteren Eindruck. Man muß infolgedessen erwarten, daß an der Oberfläche von größeren Bodenteilchen günstigere Wasserverhältnisse herrschen, und tatsächlich kann man häufig beobachten, daß Steinblöcke im Boden von Wurzeln dicht umsponnen werden.

Geht die Wasserentnahme durch die Wurzeln weiter, so können die Wasserschichten schließlich zerreißen. An Stelle der kontinuierlichen Wasserfäden haben wir dann nur einzelne Wassertropfen an den Berührungsstellen der Bodenteilchen vor uns. Das Wasser geht aus dem funikulären in den pendulären Zustand über. Ein Zustrom des Wassers zur aufnehmenden Wurzel ist jetzt unmöglich. Eine weitere Wasseraufnahme kann nur durch Aufnahme des Wassers in Dampfform stattfinden, die aber wohl so gering ist, daß sie praktisch nicht in Frage kommt. Solch eine Tropfenbildung wird in grobdispersen Böden rascher eintreten als in feindispersen. Bei zu geringer Teilchengröße wiederum, wie z. B. bei Ton, wird der Reibungswiderstand so groß, daß ebenfalls praktisch kein Zustrom zur Wurzel stattfinden kann. Eine mittlere Korngröße wird wohl die günstigsten Eigenschaften aufweisen.

Eine Verarmung des Bodens in der Nachbarschaft der Wurzeln kommt natürlich in erster Linie bei schon an und für sich wasserarmen Böden in Frage. In diesen Fällen ist eine intensive Durchwurzelung des Bodens besonders wichtig. Tatsächlich finden wir auch bei Sumpfpflanzen meist nur wenige dickere Wurzeln, bei Pflanzen trockener Standorte dagegen meist ein reichverzweigtes feines Wurzelsystem.

Sobald die Wasseraufnahme durch die Wurzeln geringer wird, kann das durch die Transpiration verlorengehende Wasser nicht mehr voll ersetzt werden. Der Wassergehalt der Pflanzen

nimmt ab, bis schließlich Welken eintritt. Man hat seit Sachs schon mehrfach festgestellt, wie hoch der Wassergehalt von verschiedenen Böden ist, wenn entweder vorübergehendes oder vollständiges Welken (permanent wilting) der Pflanzen eintritt und bezeichnete den gefundenen Wert als Welkungskoeffizienten. Aus mehreren Gründen haben diese Welkungskoeffizienten aber nur eine geringe Bedeutung. 1. Tritt das Welken bei verschiedenen Pflanzen bei sehr verschiedener Wassergehaltsabnahme ein. 2. Hängt der Eintritt des Welkens nicht nur von der Größe der Wasseraufnahme durch die Wurzeln ab, sondern in ebenso starken Maße von der Transpiration. Bei starker Transpiration wird Welken schon bei höherem Wassergehalt des Bodens eintreten als bei schwacher. 3. Braucht das zurückgebliebene Wasser im Boden nicht gleichmäßig verteilt zu sein, denn es kann eine Verarmung nur in der Nachbarschaft der Wurzeln eintreten. Dieser Umstand kann einerseits von den Bodeneigenschaften abhängen, andererseits von der Intensität der Durchwurzelung. Jedenfalls handelt es sich bei den Welkungskoeffizienten um ein sehr kompliziertes Problem, und sie sagen uns deshalb noch nichts über die im Boden nicht ausnutzbare Wassermenge aus. Nur bei vollkommen fehlender Transpiration dürften wir sie ungefähr gleich der für die Pflanzen nicht ausnutzbaren Wassermenge setzen.

Diese Überlegungen finden ihre Bestätigung in der Untersuchung von Shive und Livingston. Sie bestimmten die Welkungskoeffizienten in Abhängigkeit von verschiedenen Transpirationsbedingungen, die zahlenmäßig durch die in einer Stunde von einem Standard-Gefäß verdunstete Wassermenge ausgedrückt wurden. Fig. 9 gibt das Ergebnis einer Versuchsreihe mit Zea Mays in einem lehmigen Sandboden wieder. Die Kreise sind die Mittelwerte aus einer Versuchsreihe. Die Variationsweite der Einzelwerte eines jeden Versuches wird durch die vertikalen Linien angegeben. Man sieht, daß mit steigender Verdunstungskraft der Atmosphäre, die Größe der Welkungskoeffizienten zuerst rasch, dann langsam zunimmt. Die Kurve läßt sich durch eine logarithmische Gleichung ausdrücken. Verlängern wir die Kurve bis zum Schnittpunkt mit der Ordinatenachse, so erhalten wir die im Boden zurückbleibende Wassermenge bei vollkommen fehlender Transpiration — das wäre dann die von der Pflanze nicht ausnutzbare Wassermenge. Tatsächlich liegt der Schnittpunkt auch nicht im Nullpunkt, sondern bei einem bestimmten *Y*-Wert. Dieser Wert ist etwas kleiner als der nach den Formeln von Briggs und Schantz berechnete hygroskopische Koeffizient und stimmt also mit den theoretischen Überlegungen gut überein.

Die bisherigen Bestimmungen der Welkungskoeffizienten,

bei denen die Transpiration niemals ganz ausgeschaltet war, müssen deshalb stets zu hohe Werte zeigen. Briggs und Schantz finden, daß sie ungefähr das 1,5-fache ihres hygroskopischen Koeffizienten betragen; Mitscherlich setzt den Welkungskoeffizient ungefähr gleich der 3-fachen Menge des hygroskopischen Wassers. Erst wenn die Pflanzen absterben, soll nur das hygroskopische Wasser allein im Boden verbleiben. Andere Forscher haben für die Bestimmung der

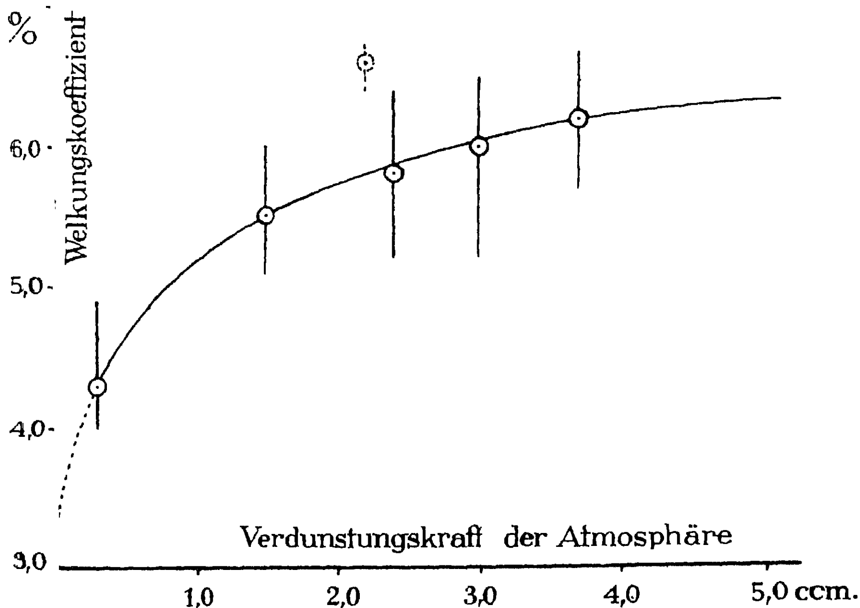


Fig. 9. Erklärung s. im Text.

Wassermenge, die ein Boden abgibt, versucht, die Pflanzen durch künstliche Objekte zu ersetzen: Es wurde z. B. ein Osmometer mit Zuckerlösung oder eine an ein Vakuum angeschlossene Tonzelle als künstliches Wurzelhaar benützt, oder aber es wurden poröse Tonkegel und Xanthiumsamen[1]) vergraben und deren Gewichtszunahme bestimmt. Ursprung schlägt schließlich vor, die Saugkraft der Wurzelzellen als Maß für den Widerstand, den der Boden einer Wasserabgabe entgegensetzt zu benützen.

[1]) Bei diesen Versuchen mit Xanthium-Samen fand Shull, daß sie in einem Boden, in dem die Pflanzen bereits welken, fast ebenso stark quellen, wie in reinem Wasser oder einer sehr verdünnten Salzlösung. Daraus geht aber in Übereinstimmung mit unseren Überlegungen deutlich hervor, daß die wasserhaltende Kraft des Bodens, in dem Welken eintritt, nur sehr gering (1—2 Atm.) sein kann.

Betrachtet man die Wasseraufnahme als ein dynamisches Problem, so ist es möglich, daß eine höhere Saugkraft der Wurzeln für die Pflanze doch von Nutzen ist. Es handelt sich ja bei der Wasseraufnahme aus dem Boden nicht nur um die Überwindung der Kräfte, mit denen der Boden das Wasser zurückhält, sondern um eine Wasseraufnahme, die mit einer bestimmten Geschwindigkeit vor sich gehen muß; und diese hängt vor allen Dingen von der Höhe der Saugkraft der Wurzelzellen ab. Auf die Geschwindigkeit kommt es ja in erster Linie an, wenn die Pflanze zu bestimmten Tagesstunden gezwungen ist, die Verluste durch eine stark gesteigerte Transpiration zu ersetzen. Merkwürdig ist allerdings in diesem Falle, daß die einzelnen Pflanzen in bezug auf die Welkungskoeffizienten keine größeren Unterschiede zeigen. Briggs und Schantz fanden für Pflanzen feuchter und trockener Standorte nahezu dieselben Werte.

Wie werden wir nun die durch die Pflanze aufgenommene Wassermenge messen? Die Wasseraufnahme einer Pflanze unter natürlichen Bedingungen zu bestimmen, sind wir nicht in der Lage. Wollen wir eine intakte Pflanze untersuchen, so können wir ihre Wasseraufnahme nur aus einer Lösung feststellen. Zu diesem Zweck dient ein Apparat, der unter dem Namen Potometer oft beschrieben worden ist, und mit dem schon zahlreiche Untersuchungen ausgeführt wurden. Viel schwieriger ist es, die Aufnahme aus dem Boden zu messen. Livingston hat zu diesem Zweck vorgeschlagen, eine mit Wasser gefüllte Tonzelle in den Boden des Gefäßes, in dem die Pflanze wurzelt, zu vergraben. Durch die Tonzelle wird der Boden in einem bestimmten Feuchtigkeitszustand gehalten. Sobald die Pflanze Wasser aufnimmt, wird der Verlust aus der Tonzelle ersetzt, und diese saugt wiederum Wasser, dessen Menge bestimmt wird, nach. Der Nachteil dieser Methode besteht darin, daß wir nicht die Wasseraufnahme der Pflanze allein, sondern der Pflanze und des Bodens zusammen feststellen. Montfort versucht aus der Intensität der Guttation der Pflanzen an den natürlichen Standorten Rückschlüsse auf die Wasseraufnahme zu ziehen. Da wir guttierende Pflanzen als wassergesättigt ansehen können, so wird die ausgeschiedene Wassermenge tatsächlich der aufgenommenen entsprechen. Aber auch diese Methode hat ihre Nachteile, denn sie erlaubt uns erstens nur guttierende Pflanzen zu untersuchen, zweitens auch diese nur im wassergesättigten Zustande.

Außer den Wasserverhältnissen im Boden sind noch eine Reihe anderer Außenfaktoren für die Wasseraufnahme wichtig. Werden die Wurzeln in eine sauerstoffreie Atmosphäre gebracht oder in Kohlendioxyd, so leidet darunter die Wasseraufnahme. Besonders wichtig ist unter anderem auch die Tempera-

tur. Bei niedriger Bodentemperatur ist die Wasseraufnahme nur gering und die Pflanzen welken, wie es schon seit Sachs bekannt ist. Bode hat in neuerer Zeit die Abhängigkeit der Wasseraufnahme von der Temperatur bei Sonnenblumen untersucht, indem er den oberirdischen Teil der Pflanze abschnitt und dessen Saugung durch die konstante Saugung einer Luftpumpe, die an den Stumpf angeschlossen wurde, ersetzte und die aufgenommene Wassermenge durch Wägungen feststellte. Bei Temperaturen zwischen 1° und 10° ist die Wasseraufnahme gering, bei Erhöhung von 10° auf 14° steigt sie plötzlich sprunghaft an. Weiter zeigt die Kurve bis zu 36° C eine annähernd logarithmische Form. Diese Änderungen der Wasseraufnahme werden wir in erster Linie auf Permeabilitätsänderungen des Plasmas zurückführen, wodurch der Filtrationswiderstand andere Werte annimmt; denn von der Wurzelepidermis bis zu den Gefäßen hat ja das Wasser mehrere Schichten von lebenden Zellen zu passieren.

Auf die Erscheinungen der passiven und aktiven Wurzelsaugung kommen wir nochmals bei der Besprechung der Wasserleitung zurück. Zuvor wollen wir aber zur Transpiration übergehen.

Literaturverzeichnis.

Außer den im vorhergehenden Abschnitt genannten Arbeiten seien hier noch angeführt:

Bachmann, F., Studien über Dickenänderungen von Laubblättern (Jahrb. f. wiss. Bot. **61**, 372, 1922).
Bode, H. R., Beiträge zur Dynamik der Wasserbewegung in den Gefäßpflanzen (Jahrb. f wiss. Bot. **62**, 92, 1923).
Briggs, L. J., und Schantz, H. L., The wilting coeffizient for different plants and its indirect determination (U. S. Depart. of Agric. Nr. 230, 1912).
Fitting, H., Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen (Zeitschr. f. Bot. **3**, 209, 1911).
Livingston, B. E., The relation of desert plants to soil moisture and to evaporation (Carnegie Inst. of Washington Publ. Nr. 50, 106).
Ders. und Hawkins, L. A, The water relation between plant and soil (Carnegie Inst. of Washington Publ. Nr. 204, 1915).
Ders. und Pulling, N. E., The water supplying power of the soil as indicated by osmometers (Carnegie Inst. of Washington, Publ. Nr. 201, 1915).
Ders. und Koketsu, R., The water-supplying power of the soil as related to the wilting of plants (Soil Science **9**, 469, 1920).
Montfort, C., Physiologische Grundlegung einer Guttationsmethode zur relativen Prüfung der Wasseraufnahme (Jahrb. f. wiss. Bot **59**, 467, 1920).
Shive, J. und Livingston, B. E., The relation of atmosphaeric evaporating power to soil moisture content at permanent wilting in plants. (Plant World **17**, 81, 1914).
Ursprung, A. und Blum, G., Zur Kenntnis der Saugkraft V (Ber. d. deutsch. Bot.Ges. **39**, 139, 1921).
Ursprung, A., Über das Eindringen von Wasser und anderen Flüssigkeiten in Interzellularen (Beih. z. Bot. Zentralbl. **41**, 15, 1924).
Walter, H., 1924, l. c.

9. Die Transpiration.

Die Wasserdampfabgabe von lebenden Organismen an die sie umgebende Atmosphäre bezeichnet man als Transpiration im Gegensatz zur Verdunstung oder Evaporation, unter der man die Wasserdampfabgabe von toten Körpern versteht. Soweit der Transpirationsvorgang physikalisch-chemisch bedingt ist, und das ist er in weitgehendem Maße, deckt er sich mit der Evaporation. Die Untersuchung der Transpiration setzt deshalb die Kenntnis der Verdunstungsgesetze voraus, zu deren Besprechung wir uns zunächst wenden wollen.

Die Verdunstungsgröße einer freien Wasseroberfläche oder eines wassergesättigten Körpers hängt einerseits von den Außenfaktoren ab, andererseits von den Eigenschaften des Körpers selbst. Damit eine Verdunstung überhaupt stattfinden kann, muß ein Potentialgefälle vorhanden sein, d. h. die Dampfspannung an der Oberfläche des Körpers muß größer sein als die Dampfspannung der ihn umgebenden Luft. Die Verdunstung ist dann proportional dem Sättigungsdefizit, unter dem wir die Wassermenge in Gramm oder die ihr entsprechende Dampfspannung in mm verstehen, die bis zur völligen Sättigung der Luft mit Wasserdampf fehlt. Ist die Luft an der Oberfläche des Körpers nicht gesättigt, die relative Dampfspannung also geringer als 100%, so wird die Verdunstung proportional der Differenz des Sättigungsdefizits der Luft und desjenigen an der Körperoberfläche sein.

Aus folgender Tabelle (Mitscherlich S. 150) geht die weitgehende Proportionalität der Verdunstungsgröße in Abhängigkeit von dem Sättigungsdefizit deutlich hervor.

Zeitdauer einer Beobachtung 24 Stunden					
Relative Feuchtigkeit der Luft	Mittlere Temperatur	1 cbm Luft enthält Wasser in g	Es fehlen in 1 cbm Luft zur Sättigung an Wasser g	Verdunstung der freien Wasseroberfläche in 0,1 mm	Verhältnis der beiden letzten Kolonnen
59,5 %	11,1	6,31	4,29	3,44	1,25
58,2	12,5	6,37	4,57	3,59	1,27
55,0	12,6	6,05	4,95	3,90	1,27
55,0	12,3	5,94	4,86	3,85	1,26
55,9	12,0	5,93	4,67	3,53	1,32
35,2	18,9	5,66	10,42	8,69	1,20
32,5	19,6	5,45	11,31	9,67	1,17
32,6	17,5	4,83	9,98	8,67	1,15
35,5	12,3	6,00	4,80	3,78	1,25
61,0	12,5	6,67	4,26	3,41	1,25
68,8	11,5	7,07	3,21	2,79	1,15

Das Sättigungsdefizit hängt in starkem Maße einmal von der Temperatur und ein anderes Mal von der relativen Feuchtigkeit ab. Kennt man diese beiden Größen, so läßt es sich

leicht berechnen. Bei 15° C z. B. beträgt die Dampfspannung der Luft in gesättigtem Zustande 12,728 mm; ist die relative Dampfspannung gleich 70 %, so wird die Dampfspannung der Luft 8,910 mm betragen und das Sättigungsdefizit ist gleich 3,818 mm. Bei 20° C und gleicher relativer Dampfspannung von 70% wäre es dagegen schon gleich 5,222 mm. Die Verdunstung muß also in diesem Falle bei 20° C etwa 1,35 mal größer sein als bei 15° C. Besonders stark wird die Verdunstung gefördert, wenn durch Belichtung des Körpers eine Erwärmung des letzteren stattfindet, da in diesem Falle die Dampfspannung an der Oberfläche gesteigert wird. Bei fehlender Wärmezufuhr von außen dagegen wird sich der verdunstende Körper abkühlen, und eine niedrigere Temperatur als die Umgebung aufweisen, was die Dampfspannung herabsetzt und die Verdunstung hemmt. Sehr wichtig ist außerdem noch die Luftbewegung, weil durch diese das Gefälle des Sättigungsdefizits erhöht wird. Durch den Wind werden immer neue mit Wasser nicht gesättigte Luftschichten mit dem Körper in Berührung gebracht, wodurch der Wassergehalt der Luft in der Umgebung des Körpers rascher abnimmt und die Wasserdampfdiffusion stark gefördert wird.

Feuchtigkeitsgehalt der Luft, Temperatur, Licht und Wind sind also die klimatischen Faktoren, welche für die Verdunstung und Transpiration in erster Linie maßgebend sind. Obgleich man die Wirkung jedes dieser Faktoren im Einzelnen fassen kann, so sind die Verhältnisse doch durch ihre Kombination so kompliziert und die einzelnen Faktoren in der freien Natur auch so wechselnd und unbeständig, daß sich ihre Gesamtwirkung nicht berechnen läßt, sondern am besten empirisch durch die Verdunstung eines Standardkörpers bestimmt wird. Als solchen kann man einen der zahlreichen vorgeschlagenen Evaporimeter und Atmometer benützen. Es sind dies mit Wasser gefüllte Gefäße, poröse Tonzylinder, mit Wasser gesättigte Filtrierpapierscheiben usw. Durch besondere Einfachheit zeichnet sich die neuerdings von Huber in Vorschlag gebrachte Methode aus, einfach die Temperaturdifferenz eines feucht und trocken gehaltenen Thermometers als Maß der Verdunstungskraft zu benützen. Diese Methode ist bereits von Briggs und Schantz angewendet worden, scheint aber im Sonnenschein weniger zuverlässig zu sein. Leider ist dabei zu wenig berücksichtigt worden, daß die so bestimmte Verdunstungskraft der Atmosphäre streng genommen nur für die Verdunstung des betreffenden Körpers gilt. Briggs und Schantz, Maximow und Huber haben in letzter Zeit darauf aufmerksam gemacht, daß die Verdunstung nicht nur von den Außenfaktoren, sondern auch von den physikalisch-chemischen Eigenschaften des verdunstenden Körpers selbst abhängt. Zum

Teil sind diese Eigenschaften, wie z. B. die Größe der verdunstenden Oberfläche, faßbar, zum Teil aber können wir sie kaum irgendwie zahlenmäßig in Rechnung setzen. So ist schon die Adsorption der Lichtstrahlen und die dadurch bedingte Erwärmung schwer zu bestimmen, dann wird die Wirkung des Windes auf verschieden geformte Körper in verschiedenen Lagen nicht gleich sein. Schließlich erwähnten wir, daß ein verdunstender Körper sich abkühlt und ihm Wärme von außen zugeleitet wird, woraus sich die Bedeutung der Wärmeleitung des Körpers ergibt. Nehmen wir als Evaporimeter mit Wasser gefüllte Kupfer- und Glasschalen mit gleicher freier Wasseroberfläche, so braucht die Verdunstung nicht dieselbe zu sein. Huber nahm zwei gleiche Psychrometer nach Piche und sorgte dafür, daß bei einem die Wärmezufuhr von außen erschwert wurde. Das Resultat war, daß die Verdunstung desselben auf 88% fiel.

Wenn man nun bedenkt, wie ganz anders physikalisch geartet ein Blatt gegenüber den üblichen Evaporimetern ist, so wird man einen Vergleich der Transpirationswerte mit den Verdunstungswerten nur mit großer Vorsicht verwerten dürfen. Aber gerade in dieser Hinsicht hat man oft viel zu weitgehende Schlüsse gezogen. Von der Annahme ausgehend, daß die Transpirationskurve, soweit sie physikalisch bedingt wird, bei veränderten Außenbedingungen stets parallel der Evaporationskurve gehen muß, hat man bei einer Abweichung von diesem Parallelismus auf eine in der Pflanze eingetretene physiologische Regulation schließen wollen. Nun werden aber schon die Evaporationskurven zweier physikalisch verschieden gebauter Evaporimeter bei weitem nicht immer parallel verlaufen. Wie viel größer können da die Abweichungen bei einer physikalisch so ganz anders beschaffenen Pflanze sein, ohne daß irgend eine physiologische Regulation einzutreten braucht. Der Begriff der relativen Transpiration, unter der wir das Verhältnis der Transpirationsgröße in einer bestimmten Zeit auf eine Flächeneinheit berechnet zu der entsprechenden Evaporationsgröße verstehen, hat deshalb nur sehr bedingten Wert.

Damit sind aber noch lange nicht alle Schwierigkeiten genannt. Schon die zahlenmäßige Einbeziehung der verdunstenden Oberfläche, stößt auf große Hindernisse. Allgemein ist wohl heute die Meinung verbreitet, daß in ruhiger Luft der Umfang der Oberfläche für die Verdunstungsgröße maßgebend ist, in bewegter Luft dagegen soll die Verdunstung proportional der Oberfläche selbst sein. Renner hat in möglichst ruhig gehaltener Luft gezeigt, daß die Verdunstung eher dem Durchmesser als der Fläche proportional geht, und daß bei gleich großen, aber verschieden geformten Flächen, diejenige mehr

verdunstet, bei der die Umrißlinie größer ist. Da wir aber im Freien stets mit bewegter Luft zu rechnen haben, so hielt man auch weiterhin an der Anschauung fest, daß die Verdunstung proportional der Fläche zu setzen ist, zumal diese Annahme auch auf den ersten Blick einleuchtend ist und eine Reduktion der Verdunstung auf eine Flächeneinheit erlaubt. Erst während des Krieges erschienen einige englische Arbeiten von Thomas und Ferguson und Jeffreys, die auf Grund von empirisch festgestellten Tatsachen einerseits und theoretisch abgeleiteten Formeln andererseits zu einem anderen Ergebnis kamen: die Verdunstung soll auch in bewegter Luft proportional der 1,5 Potenz des Radius sein und nicht proportional der 2. Potenz, d. h. der Fläche, wie man bisher annahm. Die Arbeiten fanden jedoch bei uns infolge der Verhältnisse der Nachkriegszeit zu wenig Berücksichtigung. Um in dieser wichtigen Frage ein eigenes Urteil fällen zu können, wurden einige noch nicht veröffentlichte Versuche ausgeführt, von denen hier nur die wichtigsten Ergebnisse angeführt werden sollen.

Die Versuche wurden in ruhiger und bewegter Luft ausgeführt. Um möglichst den Blättern physikalisch gleiche Modelle zu verwenden, wurden Pappstücke von etwa 3 mm Dicke verwendet und bis zur Sättigung in Wasser gelegt. Zwei Drittel des aufgenommenen Wassers kann die Pappe abgeben, ohne daß die Verdunstung unter konstanten Bedingungen merklich abnimmt. Für die Versuche in bewegter Luft wurden die Pappstücke im Fensterrahmen aufgehängt und Zugwind erzeugt. Man erhielt auf diese Weise Wind von veränderlicher Stärke, aber konstanter Richtung. Er traf die Modelle senkrecht zur Oberfläche. Bei vier Pappkreisen verhielt sich die Fläche wie 1:2:3:4. Die Randfläche wurde mit Wachs bestrichen, um eine Verdunstung von dieser aus zu verhindern. Die Verdunstungsmengen verhielten sich in ruhiger Luft und bewegter Luft gleicherweise wie 1:1,81:2,55:3,24, dabei war die absolute Verdunstung im Winde etwa 3mal größer als in ruhiger Luft. Eine Proportionalität mit der Fläche besteht nicht. Trägt man dagegen die Logarithmen der Flächen und die Logarithmen der Verdunstungsmengen in ein Koordinatensystem ein, so erhält man in Übereinstimmung mit Thomas und Ferguson eine gerade Linie (s. Fig. 10). Das Verhältnis der Logarithmen ist gleich 0,85. Wir erhalten also, wenn wir mit T die Verdunstungsgrößen, mit P die Oberfläche, mit R den Radius bezeichnen und relative Werte für dieselben benützen, die Gleichungen $T = P^{0,85} = R^{1,7}$ oder $\log T = 0,85 \log P = 1,7 \log R$. Die Ergebnisse stimmen also mit denen der englischen Forscher überein, nur daß der Exponent 1,7 etwas größer ist. Dasselbe Ergebnis zeigten quadratische Pappstücke

und Blattmodelle, die nach großen und kleinen Vitis- und Aristolochia Sipho-Blättern ausgeschnitten wurden. Bei einigen Versuchen wurde die ganze eine Seite mit Wachs überstrichen. Stets zeigten sich deutliche Abweichungen von der Flächenproportionalität und zwar waren sie bei starkem Wind häufig größer als in ruhiger Luft. Die Verdunstung war stets an-

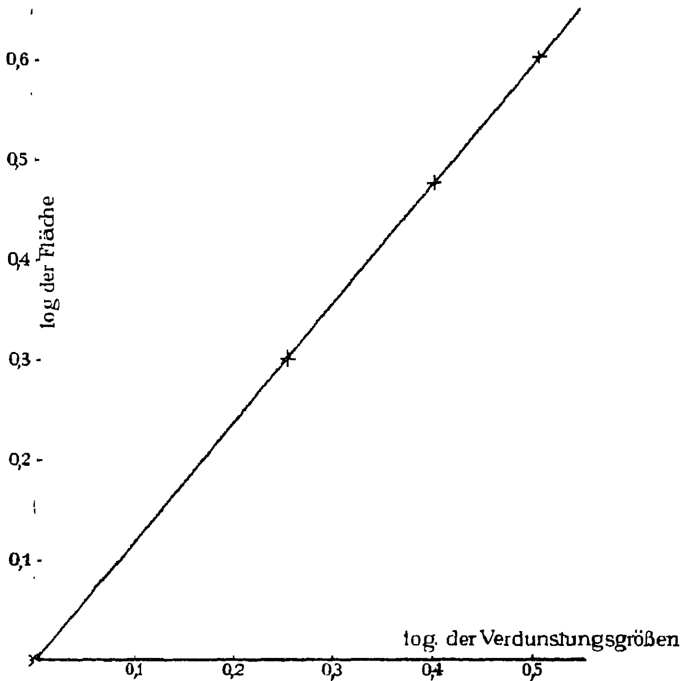


Fig. 10. Abhängigkeit der Verdunstungsgröße von der Oberflächengröße. (Näheres s. im Text.)

nähernd proportional der 0,85 Potenz der Fläche, wobei der Exponent von 0,80 bis 0,90 variierte. Wie haben wir uns diese Erscheinungen zu erklären?

Der Wind wird stets, einerlei wie er auf das Pappstück auftrifft, an der Oberfläche desselben vorbeistreichen. Die unmittelbar an die Oberfläche grenzenden Luftschichten werden durch die Reibung in ihrer Fortbewegung gehemmt. Sie werden deshalb beim Vorbeistreichen Zeit haben, sich teilweise mit Wasserdampf zu sättigen. Aus diesem Grunde werden die Teile der Oberfläche, an denen der Wind zuerst vorbeistreicht, stärker verdunsten als die in der Windrichtung weiter abgelegenen Teile, an die schon die teilweise wasserdampfgesättigte Luft herantritt. Hier wird die Verdunstung geringer sein und diese Verdunstungshemmung muß sich um so mehr bemerk-

bar machen, je größer die Fläche ist. Sind diese Überlegungen richtig, so kann es bei einem Rechteck nicht gleichgültig sein, ob der Wind von der Schmalseite oder von der Breitseite kommt. Tatsächlich verdunsteten zwei Pappstücke von der Größe 30×10 Zentimeter in ruhiger Luft die gleiche Wassermenge, im Winde dagegen, bei einer um das vierfache gesteigerten absoluten Verdunstung, war die Wasserabgabe beim Pappstück, das der Wind von der Breitseite her traf, um 20% größer als beim anderen. Man muß also bei nicht isodiametrischen Flächen nicht nur auf die Größe dieser selbst, sondern auch auf die Lage zur Windrichtung achten.

Wollen wir die Ergebnisse dieser Versuche jetzt auf Transpirationsmessungen anwenden, so müssen wir zunächst bemerken, daß eine Reduktion der Transpiration auf eine Flächeneinheit (z. B. 1 dcm²) und ein Vergleich der so gewonnenen Transpirationswerte der einzelnen Pflanzen nicht zulässig ist. Die Abweichungen vom Flächenproportionalitätsgesetz allein sind schon so bedeutend, daß wir sie nicht vernachlässigen dürfen. Bei einem Verhältnis der Flächen von 1:10 würden wir z. B. schon Fehler von 30% erhalten. Bei einem Verhältnis von 1:100 schon von 50%. Dazu kommt aber noch die verschiedene Form und Lage der Blätter zur Windrichtung. Da eine Reduktion der Transpirationswerte auf das Trockengewicht oder den Wassergehalt mir ebensowenig zweckmäßig erscheint, so wird m. E. eine Reduktion auf die lebende Masse, also auf das Frischgewicht der transpirierenden Pflanze, noch die günstigsten Resultate ergeben. Man muß nur hierbei berücksichtigen, daß die so gewonnenen Zahlen nicht einen Unterschied der Transpirationswerte anzeigen, der auf verschiedener Beschaffenheit der Oberfläche beruht, sondern Unterschiede, die sich in erster Linie auf verschieden starke Ausbildung der äußeren Oberfläche im Verhältnis zum Volumen zurückführen lassen[1]).

Gehen wir zur Betrachtung der Transpiration eines Blattes über, das als eigentliches Transpirationsorgan der Pflanze anzusehen ist, so muß man in Erwägung ziehen, daß wir es hier mit wesentlich komplizierteren Verhältnissen zu tun haben, als bei der Verdunstung von einer feuchten Oberfläche. Wir unterscheiden einmal die kutikuläre Transpiration von der Außenfläche der Blätter und die stomatäre, d. h. die Wasserdampfabgabe durch die Spaltöffnungen von den Interzellularräumen des Blattes aus. Die Höhe der kutikulären Transpiration hängt ganz von der Beschaffenheit der äußeren Epidermismembran

[1]) Näher auf diese Fragen wird in der ausführlichen Arbeit eingegangen, die demnächst in der Zeitschrift für Botanik erscheint.

ab. Die äußeren Membranschichten werden Wasser an die Atmosphäre abgeben und entquellen. Durch die Entquellung wird die relative Dampfspannung an der Membranoberfläche erniedrigt und die weitere Dampfabgabe gehemmt. Haben die äußeren Membranschichten die Möglichkeit, von den inneren Schichten und dem Zellinhalte aus das an die Atmosphäre abgegebene Wasser zu ersetzen, so wird keine nennenswerte Entquellung stattfinden und die Transpiration weitergehen. Ist dagegen die Wasserdiffusion durch die Membran erschwert, so wird mit der Entquellung auch die Transpiration ganz aufhören, oder nur geringe Werte erreichen. Die Wasserdiffusion durch die Membran hängt aber einerseits von der Dicke der Membran, andererseits von der Wasserdurchlässigkeit derselben ab. Bei Wasserpflanzen mit dünnen, durchlässigen Außenwänden ist die kutikuläre Transpiration deshalb so intensiv, daß sie, an die Luft gebracht, binnen kurzer Zeit vertrocknen. Landpflanzen haben dagegen in der Dicke der äußeren Epidermiswände und in der Einlagerung von fettartigen Substanzen in diese, zu denen sich noch Kutin- oder Wachsüberzüge gesellen, wirksame Mittel, um die kutikuläre Transpiration stark herabzusetzen. Dieses ist für sie besonders wichtig, da eine physiologische Regulation derselben nicht möglich ist und sie ganz durch die Außenbedingungen und den Wassergehalt der Pflanzen bedingt wird. Werden die Blätter längere Zeit benetzt, so quillt die Oberhaut der Blätter auf, sie wird wasserdurchlässiger, weshalb solche Blätter stärker transpirieren und rascher austrocknen sollen. Bei Blättern, bei denen die Spaltöffnungen ausschließlich auf der Unterseite liegen, kann man durch Vergleich der Transpiration der Blattoberseite mit derjenigen der Blattunterseite leicht feststellen, daß der Hauptanteil an der Gesamttranspiration wohl immer auf die stomatäre Transpiration entfällt. Das Verhältnis beträgt z. B. bei Tilia 1:2,45, bei Canna 1:7, bei Fuchsia 1:8 und bei Aucuba 1:40. Genauere vergleichende Messungen des Transpirationsvermögens der Blattober- und -unterseite zu verschiedenen Tageszeiten sind mit der Kobaltmethode von Livingston (1913) ausgeführt worden.

Bei der stomatären Transpiration ist die Sachlage bis auf den heutigen Tag noch lange nicht geklärt. Die Wasserdampfabgabe findet hier in den Interzellularen statt. Aus diesen diffundiert der Wasserdampf durch die Spaltöffnungen heraus. Es ist klar, daß durch den Verschluß der Spaltöffnungen dieser Diffusionsvorgang unterbrochen wird, und die stomatäre Transpiration praktisch gleich Null wird. Daß die Spaltöffnungen als Regulationsorgane der Transpiration überhaupt eine Bedeutung haben, daran ist wohl kaum zu zweifeln. Was für eine Rolle

aber geringe Schwankungen der Öffnungsweite für die Transpiration spielen, darüber findet man sehr widersprechende Angaben in der Transpirations-Literatur. Auch in dieser Frage wird, wie so häufig, ein gewisser Mittelweg wohl der Richtigste sein.

Wir müssen zunächst die rein physikalischen Fragen klären. Im Anschluß an die Arbeiten von Brown und Escombe nimmt man an, daß Spaltöffnungen, zwischen denen die Entfernung etwa das 10-fache ihres Durchmessers beträgt, ganz unabhängig von einander wirken. Diese Ansicht ist sicher in ihrer Verallgemeinerung nicht richtig (Renner, Jeffreys). Durch ständig weitergehende Verkleinerung der Spaltöffnungen und Vergrößerung ihrer Zahl bei gleicher relativer Entfernung von einander könnten wir zu einer Transpiration kommen, die beliebige Male größer ist als diejenige einer freien Wasseroberfläche, was unmöglich ist. Sierp und Noack haben die Berechnung wohl aus diesem Grunde abgeändert. Sie summieren die Querschnitte aller Poren und setzen die Transpiration proportional dem Durchmesser dieser Gesamtfläche. In diesem Falle müßte die Transpiration stets hinter derjenigen einer freien Wasseroberfläche zurückbleiben. Da aber weder Versuche zur experimentellen Nachprüfung dieser Berechnung vorliegen, noch die theoretischen Gesichtspunkte angegeben werden, die zu ihrer Ableitung dienten, so läßt es sich nicht entscheiden, ob sie richtig ist. Daß die Spaltöffnungen sich gegenseitig beeinflussen, geht schon aus der Annahme einer Gesamtkuppenbildung über dem Blatte hervor. Wenn sich nun über einer freien Wasseroberfläche und einem entsprechenden multiperforaten Septum die entfernteren Kuppenflächen decken, wie z. B. auf Fig. 11, so wird auch die Verdunstungsmenge dieselbe sein. Damit ist dann auch das Maximum der Verdunstung erreicht. Eine weitere Vergrößerung der Zahl der Spaltöffnungen und der Größe der Spaltenweite übt keine weitere Transpirationssteigerung aus. Nach theoretischen Berechnungen von Jeffreys ist bei den Blättern die Zahl der Spaltöffnungen und die Spaltenweite wohl in vielen Fällen größer als zur Erreichung der maximalen Transpiration notwendig ist. Die Transpiration von solchen Blättern ist also in den meisten Fällen mit gleich großen feuchten Flächen ohne weiteres zu vergleichen. Die Verdunstungsgesetze dürfen also auch auf Blätter angewendet werden. Das ist namentlich für die Bedeutung der Blattform und -größe, sowie die Windwirkung wichtig. Aus den Berechnungen von Jeffreys folgt auch noch, daß bei Blättern mit zahlreichen und großen Spaltöffnungen eine beginnende Verkleinerung der Spaltenweite auf die Transpirationsgröße ohne Einfluß bleibt. In einem Falle berechnet Jeffreys, daß erst die Verkleinerung der Spaltenweite

von 2 % bis auf Null mit einer raschen Transpirationsabnahme verbunden ist. Haben die Blätter dagegen eine kleine Zahl von Spaltöffnungen, so wird auch die Spaltenweite eine wichtigere Rolle spielen.

Soweit die Theorie. Die experimentellen Untersuchungen zeigen nun zunächst, daß in den meisten Fällen die Transpiration einer Blattoberfläche kleiner ist als die Verdunstung von einer gleich großen Wasseroberfläche — die relative Transpiration ist also fast stets bald mehr, bald weniger kleiner als eins. Nach Livingston schwanken die Werte bei verschiedenen Pflanzen von 0,785 bis 0,008. Die Wasserabgabe eines Blattes ist also gegenüber der einer Wasseroberfläche doch erschwert, wobei die Werte für ein und dasselbe Blatt veränderlich sein können. Zwei verschiedene Ursachen sind zur Erklärung dieser Tatsache herangezogen worden. Die ältere Ansicht führt diese Tatsache auf einen teilweisen Verschluß der Spalten, der die freie Diffusion hemmen soll, zurück, die neuere will den Spaltöffnungen nur eine unwesentliche Rolle zuschreiben und führt den Begriff des beginnenden Austrocknens ein (incipient drying; Livingston, Lloyd). Nicht nur bei der kutikulären, sondern auch bei der stomatären Transpiration — bei der Wasserdampfabgabe an die Interzellularen — muß das Wasser aus dem Zellinhalt durch die Membran diffundieren, an deren Oberfläche erst die Dampfabgabe stattfindet. Dabei kann die Dampfabgabe an der Oberfläche einen größeren Wert erreichen als der Wasserersatz aus dem Zellinneren, und es findet eine teilweise Entquellung der Membranschichten, somit auch Herabsetzung der Transpiration statt; denn die Dampfspannung wird jetzt in den Interzellularen nicht mehr 100% betragen. Je stärker die Transpiration ist, desto stärker wird auch die relative Dampfspannung im Blattinnern fallen und desto stärker wird auch die relative Transpiration herabgesetzt, ohne daß die Spaltöffnungen eine Rolle dabei zu spielen brauchen. Die auf Fig. 11 dargestellten Verhältnisse können zu recht bestehen bleiben, nur daß wir in diesem Falle die Schälchen nicht mit Wasser, sondern mit einer Lösung mit geringerer relativer Dampfspannung füllen müßten. Die Entquellung der Membranschichten muß natürlich eine Verringerung des Wassergehaltes der Blätter nach sich ziehen.

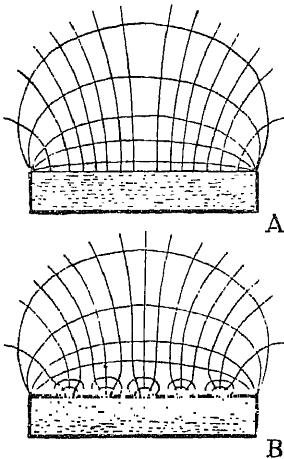


Fig. 11. Kuppenbildung über einer freien Wasserfläche (A) und über einem multiperforaten Septum (B).

Wassergehaltsbestimmungen können uns deshalb einen Anhaltspunkt für das „incipient drying“ geben. Diese Betrachtungen werden um so eher das Richtige treffen, je dicker die an die Interzellularräume stoßenden Membranen sind. Kommen wir mit dieser Erklärung allein aus, oder ist den Spaltöffnungen doch noch eine größere Bedeutung zuzuschreiben?

Eine exakte Antwort geben uns darauf die schönen Untersuchungen von Knight, der die Evaporation, Transpiration,

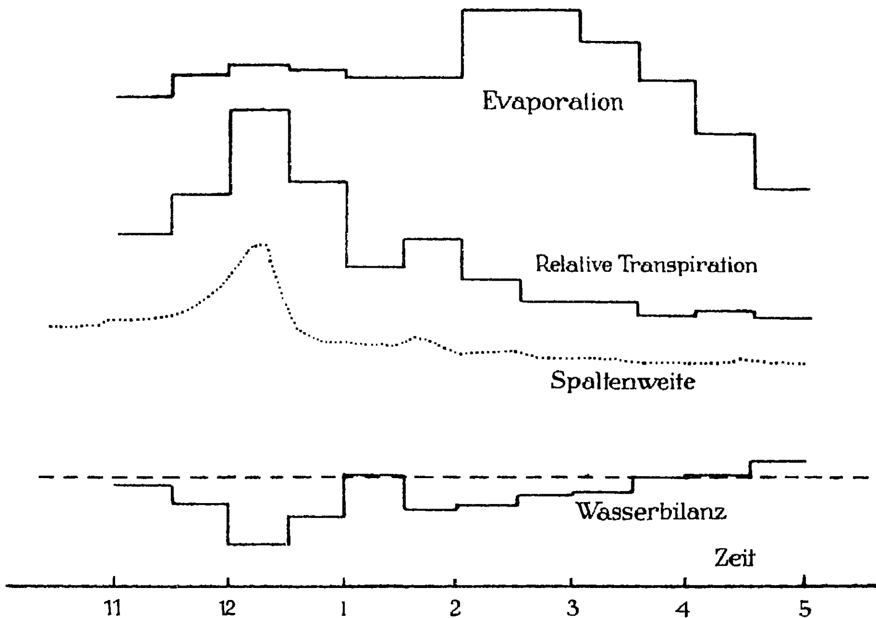


Fig. 12. Transpirationsversuch mit Helianthus tuberosus (nach Knight). Die Evaporationskurve gibt die Verdunstungskraft der Atmosphäre an; die relative Transpiration — das Verhältnis der Transpirationsgröße zur Evaporationsgröße. Die Spaltenweite wurde fortlaufend durch ein Porometer registriert. Die Wasserbilanz wird durch die Differenz der aufgenommenen und der transpirierten Wassermenge ausgedrückt. Überwiegt die Wasseraufnahme, so ist die Bilanz positiv und die Kurve verläuft über der gestrichelten Linie, überwiegt dagegen die Transpiration, so ist die Bilanz negativ und die Werte liegen unter der Linie. Die Zeit wird in Stunden angegeben.

Wasseraufnahme und Spaltenweite an ein und derselben Versuchspflanze gleichzeitig gemessen hat und somit die relative Transpiration und die Schwankungen im Wassergehalt direkt berechnen konnte. Fig. 12 zeigt die Kurven für einen Helianthus tuberosus-Sproß. Das Maximum der relativen Transpiration fällt genau mit dem Maximum der Spaltenweite zusammen, wie überhaupt die beiden Kurven vollkommen parallel verlaufen. Man würde diesen Versuch ohne Weiteres zu Gunsten der großen Bedeutung der Spaltenweite deuten, aber ein anderer unter ähn-

lichen Bedingungen ausgeführter Versuch (s. Fig. 13), zeigt genau das gegenteilige Verhalten — zwischen relativer Transpiration und Spaltenweite fehlt jeglicher Parallelismus. Verständlich wird dieses merkwürdige Verhalten erst, wenn man die Wasseraufnahme mit der Transpiration vergleicht.

Beim ersten Versuch war die transpirierte Wassermenge dauernd größer als die aufgenommene. Die Wasserbilanz war also negativ und die entsprechende Treppenkurve liegt dauernd

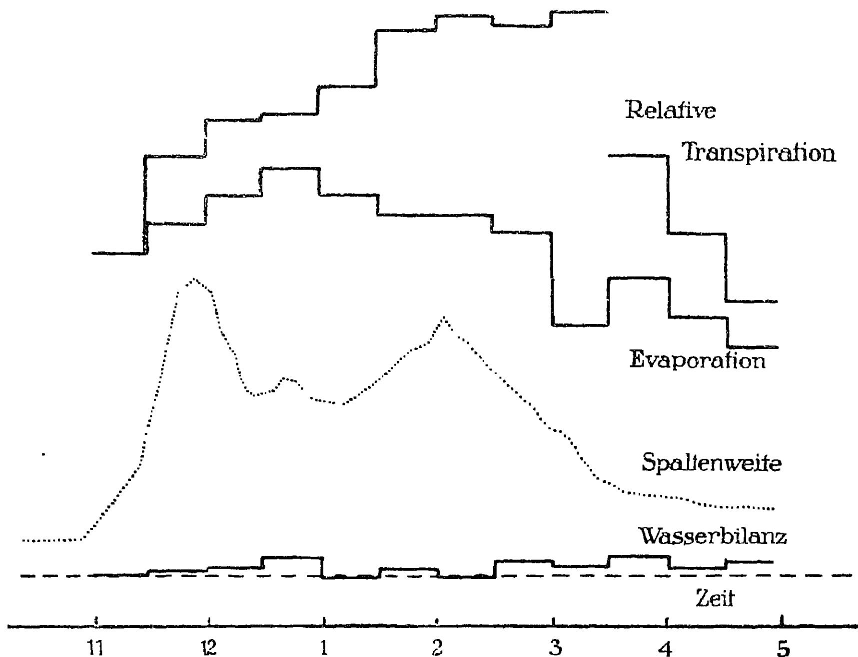


Fig. 13. Transpirationsversuch mit Helianthus tuberosus (nach Knight). Erklärung der Bezeichnungen s. bei Fig. 12.

unter der gestrichelten Linie, die das Bilanzgleichgewicht angibt. Das größte Bilanzdefizit zeigt sich gerade zur Zeit des Maximums der relativen Transpiration. Es mußte also weiterhin eine bedeutende Wassergehaltsabnahme des Blattes und damit zugleich wohl auch ein teilweises Austrocknen der Membranen stattfinden, wodurch der Transpirationsabfall bedingt wurde. Beim zweiten Versuch dagegen überwog die Wasseraufnahme, die Bilanz war dauernd positiv, der Wassergehalt stieg und die Transpiration konnte zunehmen, obgleich die Verdunstungskraft der Atmosphäre abnahm. Die Veränderungen der Spaltenweite blieben ohne Wirkung, erst zum Ende des

Versuches als vollkommener Verschluß eintrat, fiel auch die Transpiration steil ab. Einen Beweis für die Richtigkeit dieser Erklärung liefert Fig. 14. Die Pflanze (Eupatorium adenophorum) wurde unter konstanten Bedingungen gehalten. Die Evaporation und die Spaltenweite blieben nahezu unverändert. Da die Wasseraufnahme anfangs geringer war als die Transpiration, so fiel die relative Transpiration, bis ein Ausgleich stattgefunden hatte und der Wassergehalt konstant blieb. Zwischen 3^{30} und 4 Uhr wurde die Evaporation künstlich

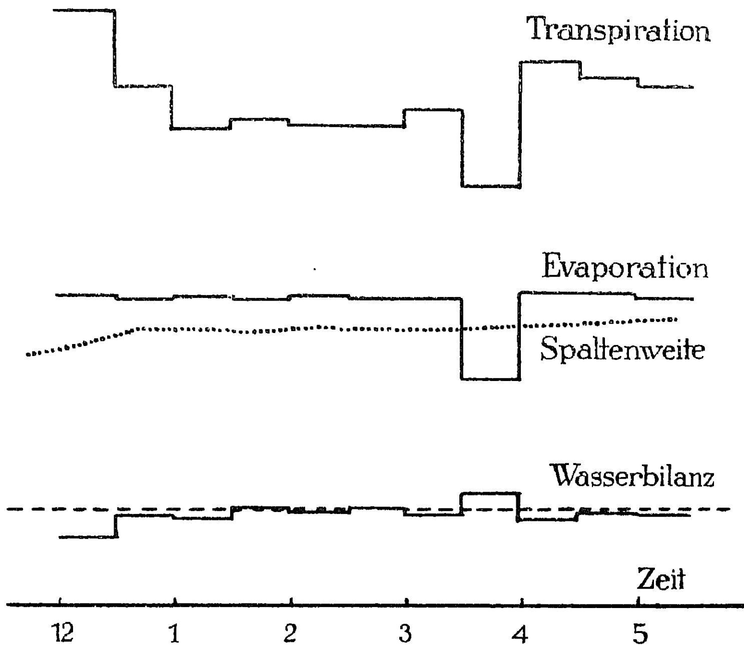


Fig. 14. Transpirationsversuch mit Eupatorium adenophorum (nach Knight). Erklärung der Bezeichnungen s. bei Fig. 12.

um etwa 40% herabgesetzt. In Übereinstimmung damit fiel auch die Transpiration. Dadurch überwog die Wasseraufnahme die Transpiration beträchtlich, die Wasserbilanz wurde positiv, und als um 4 Uhr die Evaporation wieder den früheren Wert erreichte, nahm die Transpiration, entsprechend dem jetzt gesteigerten Wassergehalt der Pflanze, einen höheren Wert als vorher an. Auf die Spaltenweite hatten diese Verhältnisse keinen Einfluß, da die Beleuchtung die ganze Zeit konstant blieb. Wir sehen also, daß in allen diesen Versuchen die Transpirationsgröße vor allen Dingen von den Schwankungen des Wassergehaltes der Pflanze abhängt, und daß den Spalt-

öffnungen nur eine geringere Bedeutung zugeschrieben werden kann.

Die Annahme, daß die Transpirationsregulierung durch die Spaltöffnungen es der Pflanze ermöglicht, ihren Wassergehalt nahezu konstant zu erhalten, ist also entschieden falsch. Der Wassergehalt einer Pflanze kann dauernd abnehmen, wobei bei günstiger zunehmender Belichtung die Spaltenweite dauernd zunimmt. Die Schließzellen reagieren eben in erster Linie nicht auf die Wasserverhältnisse der Pflanze, sondern auf die Belichtungsverhältnisse. Selbst beim Beginn des Welkens tritt regelmäßig ein weites Öffnen der Spalten ein, wahrscheinlich weil die Nebenzellen rascher ihren Turgor verlieren als die Schließzellen und erst, wenn auch diese nicht mehr turgeszent sind, tritt Verschluß der Spalten ein. Diese Tatsachen sind vielleicht zuerst etwas befremdend, da sie mit gewohnten Ansichten brechen, jedoch sind sie es in einem viel geringeren Maße, wenn man berücksichtigt, daß die Spalten ja eine doppelte Funktion auszuüben haben — sie dienen nicht nur dem Austritt des Wasserdampfes, sondern auch dem Eintritt der Kohlensäure für die Assimilation in die Pflanze. Beiden Funktionen in gleichem Maße gerecht zu werden, ist unmöglich, denn die Assimilation kann nur bei intensiver Belichtung und offenen Spalten vor sich gehen, da ja die assimilierbare Kohlensäure ausschließlich durch die Spalten diffundiert. Dieses sind aber Bedingungen, die die Transpiration außerordentlich erhöhen und eine Abnahme des Wassergehaltes nach sich ziehen. Die große Empfindlichkeit der Spalten für Belichtungsunterschiede und die geringere Empfindlichkeit gegenüber Wassergehaltsschwankungen zeigen, daß die Spaltöffnungen in erster Linie der Pflanze die Möglichkeit zu assimilieren geben, selbst wenn dadurch eine Wassergehaltsabnahme eintritt. Erst bei beginnendem Welken oder unter Bedingungen, unter denen eine Assimilation nicht möglich ist (im Dunklen), tritt eine Transpirationsregulierung durch Spaltenschluß ein. Unter bestimmten Bedingungen, je nach Zahl, Größe und Verteilung der Spalten wird wohl auch die Spaltenweite ein begrenzender Faktor für die Transpiration sein können. Dann wird jede Änderung der Spaltenweite auch eine Änderung der Transpirationsgröße nach sich ziehen. In anderen Fällen scheint jedoch die Dampfabgabe der Membranen an die Interzellularenluft als begrenzender Faktor zu wirken und nur der Spaltenschluß von Bedeutung zu sein. Je nach dem Bau der Blätter und je nach den äußeren Bedingungen wird bald das eine, bald das andere zutreffen, und auf diese Weise scheinen mir die Widersprüche in der Literatur und die verschiedenen Ansichten der einzelnen Forscher eine Erklärung zu finden[1]).

[1]) In einer neueren Arbeit glaubt Huber (1923) die Hauptregulierung den Spaltöffnungen zuschreiben zu müssen. Er begründet seine Ansicht aber

Es würde uns hier zu weit führen, noch auf den Bau und den Mechanismus der Spaltöffnungen, sowie den Einfluß der einzelnen Außenfaktoren auf die Spaltenweite einzugehen, zumal diese Fragen ausführlich in Benecke-Jost Bd. I. besprochen sind. Ebenso sollen auch die verschiedenen Anpassungen der Pflanzen an die ökologischen Verhältnisse und die Schutzeinrichtungen gegen zu starke Transpiration erst im II. Teil behandelt werden. Wir wollen hier nur noch die über eine längere Zeitspanne fortgesetzten Transpirationsmessungen unter natürlichen Verhältnissen und den Einfluß der einzelnen Außenfaktoren kurz streifen.

Transpirationsmessungen an klaren Tagen mit eingetopften Pflanzen im Freien unter Kontrolle der verschiedenen Außenfaktoren sind von Briggs und Schantz und von Maximow ausgeführt worden. Die Verdunstungskraft der Atmosphäre durch die Evaporationsgröße gemessen, zeigt an solchen Tagen einen gesetzmäßigen Gang. Sie steigt von morgens bis etwa um die Mittagszeit an und fällt dann wieder gegen Abend ab. Ungefähr denselben Gang zeigt auch die Transpirationskurve. Die relative Transpiration bleibt aber nicht ganz konstant, da das Maximum der Transpiration häufig vor dem Maximum der Evaporation eintritt. Man hat daraus auf einen Spaltenschluß oder auf Wassergehaltsabnahme und beginnende Austrocknung der Membranen schließen wollen. Jedoch muß man mit solchen Rückschlüssen sehr vorsichtig sein. Bei den Versuchen von Briggs und Schantz lag das Evaporationsmaximum oft vor dem Transpirationsmaximum und dieser Unterschied gegenüber den anderen Versuchen beruhte auf der Anwendung eines anderen Evaporimeters. Nimmt man als Evaporimeter einmal eine große, das andere Mal eine kleine Schale, so zeigt es sich, daß die Verdunstung aus der großen Schale am Vormittag langsamer, in der Nacht dagegen rascher vor sich geht. Dieser Unterschied ist auf eine verschiedene Wärmekapazität zurückzuführen —

---

ausschließlich auf indirekte Beweise, ohne die Spaltöffnungsweite zu messen. Das ist m. E. unzulässig: Ein verschiedenes Verhalten von lebenden und toten Blättern gestattet uns noch nicht, diese Unterschiede auf Spaltöffnungsregulierung zurückzuführen. Bei abnehmendem Wassergehalt wird beim lebenden Blatt mit Verlust der Turgeszenz gleichzeitig die Membrandehnung abnehmen. Wir wissen noch nichts darüber, ob nicht dadurch eine Änderung des Diffusionswiderstandes der Membran für Wasser eintritt. Andererseits wird beim Abtöten der Blätter das Wasser in die Interzellularen gepreßt. Bei der Verdunstung fällt deshalb wenigstens anfangs die Diffusion durch die Membran ganz weg. Häufig findet beim lebenden Blatt auch eine bedeutende Schrumpfung der Blattfläche statt, die hauptsächlich durch die Verengerung der Interzellularen zustande zu kommen scheint, wodurch auch die Wasserdampfabgabe erschwert wird. Zugegeben muß allerdings werden, daß die theoretische Seite des „incipient drying“ noch sehr viel zu wünschen übrig läßt.

die große Schale erwärmt sich langsamer und kühlt sich auch langsamer ab. Beim Vergleich der Tonkerzenatmometer nach Livingstone mit der Evaporation der Schale, die als Einheit gewählt wurde, erhielten Briggs und Schantz folgende Zahlen für die relative Evaporation:

	von 6—10 Uhr	von 10—2 Uhr	von 2—6 Uhr
Weisser Tonkerzen-Typus (1915)	8.2	5.8	10.0
Schwarzer Tonkerzen-Typus (1915)	14.0	8.4	12.9

Also auch die relative Evaporation ist lange nicht konstant. Daß unter diesen Umständen selbst bei guter Wasserversorgung der Pflanzen die Transpirations- und Evaporationsmaxima nicht genau zusammenfallen, ist weiter nicht merkwürdig. Bei schlechterer Wasserversorgung wird man ein verfrühtes Transpirationsmaximum auf das sich einstellende Wasserdefizit zurückführen.

Im allgemeinen ist aber der Verlauf der Transpirations- und der Evaporationskurve ein so ähnlicher, daß er als Beweis für die in erster Linie physikalische Bedingtheit der Transpiration gelten darf, wobei physiologische Faktoren erst in zweiter Linie in Frage kommen.

An klaren Tagen ist von den verschiedenen Außenfaktoren vor allen Dingen die Lichtintensität für die Transpirationsgröße bestimmend. Da sie zugleich auch die Spaltenweite beeinflußt, so werden an solchen Tagen die Transpirationskurve und die Kurve für die Spaltenweite einen parallelen Verlauf zeigen. Auffallend stark fällt die Transpiration gegenüber der Evaporation nachts. Wir haben es wohl teils auf fehlende Lichtstrahlung, teils auf Spaltenschluß zurückzuführen.

Werden die Messungen dagegen auf die ganze Vegetationsperiode ausgedehnt, wobei natürlich klare und regnerische Tage mitberücksichtigt werden, so zeigt die Kurve der Transpirationswerte für die einzelnen Tage die beste Übereinstimmung mit der Kurve für die Temperaturdifferenz eines trockenen und feuchten Thermometers. Für die Beurteilung des Wetters in bezug auf die Transpiration während einer ganzen Vegetationsperiode dürfte somit auch schon der Einfachheit halber, die Psychrometerdifferenz die besten Anhaltspunkte geben.

Literaturverzeichnis.

Eine genaue Zusammenstellung der gesamten Transpirationsliteratur und eine eingehende Besprechung derselben findet man bei Burgerstein, A., Die Transpiration der Pflanzen Bd. I 1904 und Bd. II 1920.

Hier seien nur folgende Arbeiten genannt:

Briggs, L. J., und Schantz, H. L., Hourly transpiration rate on clear days as determined by cyclic environmental factors (Journ. of. Agricul. Research 5, 583, 1916).

— — Daily transpiration during the normal growth peroid and its correlation with the weather (Journ. of. Agricultural Research 7, 155, 1916).

Huber, B., Transpiration in verschiedener Stammhöhe. I. Sequoia gigantea (Zeitschr. f. Bot. **15**, 465, 1923).

— Eine einfache Methode zur Messung der Verdunstungskraft am Standort (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **42**, 19, 1924.)

Jeffreys, H., Some problem of evaporation (Philosoph. Magazine 6 Serie **35**, 270, 1918). Daselbst anschließend Polemik S. 350 u. 431.

Knight, R. C., On the use of the porometer in stomatal investigation (Ann. of. Bot. **30**, 57, 1916).

— Recent work on transpiration (New Phytologist **16**, 127, 1917).

— The interrelations of stomatal aperture, leaf water-content, and transpiration rate. (Ann. of. Bot. **31**, 221, 1917.)

— Further observations on the transpiration, stomata, leaf water-content and wilting of plants (Ann. of. Bot. **36**, 361, 1922).

Laidlaw, C. H., und Knigth, R. C., A description of a recording porometer and a note on stomatal behavior during wilting (Ann. of. Bot. **30**, 47, 1916).

Livingston, B. E., Relation of the daily march of transpiration to variations in the water content of foliage leaves (Bot. Gaz. 53, 309, 1912).

— The resistance offered by leaves to transpirational water loss. (Plant World **16**, 1, 1913).

Lloyd, Fr., The relation of transpiration and stomatal movements to the water-content of the leaves in Fouquieria splendens (Plant World **15**, 1912)

Maximow, N. A., Zur Frage des täglichen Ganges der Transpiration bei Pflanzen (Arb. d. Bot. Gartens in Tiflis **19**, 1916, russisch).

Renner, O, Beiträge zur Physik der Transpiration (Flora **100**, 451, 1910).

— Zur Physik der Transpiration (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **29**, 125, 1911).

— Zur Physik der Transpiration II (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **30**, 572, 1912).

Sierp, H., und Noack K. L., Studien über die Physik der Transpiration (Jahrb. f. wiss. Bot. **60**, 459, 1921).

Stiles, W., Evaporation in wind (Ann. of. Bot. **38**, 299, 1924).

Thomas, N., and Ferguson, A., On the reduction of transpiration observations (Ann. of. Bot. **31**, 241, 1917)

Thomas, N., and Ferguson, A., On evaporation from a circular water surface (Philosoph. Magazin 6 Serie, **34**, 308, 1917).

10. Die Wasserleitung.

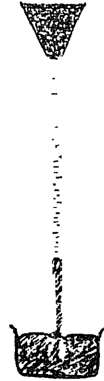
Nachdem wir die Wasseraufnahme und die Wasserabgabe durch die Pflanze besprochen haben, müssen wir noch die Wasserleitung behandeln. Wir sahen ja, daß als Transpirationsorgane die Blätter der Pflanze anzusehen sind, als Aufnahmeorgane dienen die Wurzeln. Das Wasser muß also von letzteren den ersteren zugeleitet werden. Bei den Kräutern ist die Entfernung der einen von den anderen nicht bedeutend, anders aber bei den Bäumen, wo sie im Extrem über 100 m betragen kann. Die Wasserleitung von Zelle zu Zelle genügt wegen der großen Widerstände, die zu überwinden sind, selbst bei sehr geringer Transpiration nur für eine Entfernung von höchstens einigen cm. Wir sehen also, daß auch die Kräuter schon ein besonderes Leitungssystem ausbilden müssen, um stets ihre oberirdischen Organe mit dem notwendigen Wasser versorgen zu können.

So finden wir denn auch bei allen höheren Pflanzen ein reichausgebildetes Leitungssystem. Der Wasserleitung speziell dienen die Gefäße (Tracheen und Tracheiden). Ihren Bau und ihre Anordnung in den verschiedenen Pflanzenteilen und bei verschiedenen Pflanzengruppen setzen wir als bekannt voraus und wollen uns nur mit den Kräften, die die Wasserbewegung ermöglichen, und mit der quantitativen Seite des Problems beschäftigen.

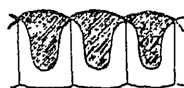
Gehen wir von einer an einen Interzellularraum grenzenden Zelle aus. Sie wird, so lange die Dampfspannung an ihrer Oberfläche größer ist als die Dampfspannung der umgebenden Luft, Wasser abgeben. Die Folge davon ist, daß die Zelle nicht wassergesättigt ist, und daß eine bestimmte Saugkraft der Zelle, die gleich der Saugkraft des Zellinhaltes minus Wanddruck ist, entsteht. Wir hatten bereits besprochen, wie solch eine Zelle den Wasserverlust durch Entnahme aus der Nachbarzelle decken wird, diese wiederum aus der nächst innen liegenden Zelle, solange bis wir zu einer Zelle gelangen, die direkt an ein Gefäß grenzt und aus diesem Wasser entnehmen kann. Die Gefäße in der Pflanze bilden aber ein kontinuierliches, mit Wasser gefülltes Strangsystem, das am unteren Ende in die wasseraufnehmenden Organe — die Wurzeln — hineinreicht. Bei jeder Wasserentnahme aus den oberen Teilen der Gefäße werden diese in ihren unteren Teilen Wasser den angrenzenden Wurzelzellen entziehen, letztere wiederum stets ihren weiter nach außen liegenden Zellen, bis die äußersten — die Wurzelhaare — das Wasser direkt aus der Bodenlösung entnehmen können. So sehen wir denn, daß die Saugung der Blattzellen durch die Wasserfäden der Leitbahnen direkt auf die Wurzelzellen übertragen wird und hier eine Wasserabgabe dieser an die Gefäße und eine Wasseraufnahme aus dem Boden bedingt. Man bezeichnet diese Art der Wasseraufnahme als passive Wurzelsaugung, weil die Kräfte, die sie ermöglichen, außerhalb der Wurzeln selbst ihren Ursprung haben.

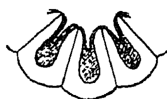
Die Leitungsbahnen werden von den Blättern bis zu den Wurzeln keine kontinuierlichen Röhren darstellen. In ihrem Verlaufe werden an verschiedenen Stellen mit Wasser gesättigte Querwände eingeschaltet sein, namentlich, wenn es sich um einen Holzkörper mit Tracheiden handelt. Das ändert aber an der Kontinuität der Wasserfäden nichts, denn solche wasserdurchtränkte Membranen sind ja für Wasser vollkommen durchlässig. Wie sind aber überhaupt so lange, ununterbrochene Wasserfäden möglich? Wir wissen doch, daß, wenn wir an einem langen Rohr, das mit dem unteren Ende in Wasser taucht, eine Luftpumpe ansetzen und die Luft heraussaugen, das Wasser nur 10 m steigen wird, d. h. nur so hoch, bis der Druck

der Wassersäule am unteren Ende genau dem Atmosphärendruck das Gleichgewicht halten wird. In hohen Bäumen muß aber die Höhe der Wassersäulen weit über 10 m betragen. Tatsächlich liegen auch die Verhältnisse bei den Pflanzen etwas anders. Die Wasserfäden sind hier in den Gefäßen eingeschlossen und füllen diese ganz aus. Die Zerreißung solcher Wasserfäden — die Überwindung der sog. Kohäsion —, und das Abreißen des Wassers von der mit Wasser durchtränkten Membran, die Überwindung der sog. Adhäsion —, setzt das Vorhandensein einer ganz außerordentlich großen Kraft voraus. Wir werden die Verhältnisse am besten verstehen, wenn wir an einen Versuch von Askenasy anknüpfen: Ein langes Rohr ist am oberen Ende zu einem Trichter erweitert, in den ein Gipsblock fest eingesetzt wird. Das Rohr und der Gipsblock werden mit ausgekochtem Wasser gefüllt, unter Vermeidung jeglicher Luftblasen. Mit dem unteren Ende stellt man das Rohr im Quecksilber. Das von der Oberfläche des Gipsblockes verdunstende Wasser wird aus dem Rohre nachgesaugt. Infolgedessen fängt das Quecksilber im Rohre an zu steigen und zwar mitunter über Barometerhöhe, denn um das Losreißen des Quecksilbers vom Wasser oder der Flüßigkeiten von den Gefäßwänden oder das Zerreißen der Flüßigkeitssäulen in sich selbst zu bewirken, ist eine bestimmte Kraft notwendig (s. Fig. 15). Im Askenasy'schen Versuch steigt das Quecksilber selten über Barometerhöhe. Es bildet sich stets an irgendeiner Stelle eine Luftblase, die aus der an der Oberfläche von festen Körpern adsorbierten und nur schwer zu entfernenden Luftschicht stammt. Durch den Unterdruck dehnt sich diese Luftblase beträchtlich aus, und die Kontinuität der Flüssigkeitssäule wird unterbrochen. Ursprung hat deshalb Lianenstengel mit sehr langen Gefäßen benützt. Er ließ diese am oberen Ende Wasser verdunsten und Quecksilber von unten nachsaugen. Hier konnte er schon ein Überschreiten des Barometerstandes um eine Höhe, die 2 Atm. entsprach, feststellen. Immerhin ist man bei diesen Versuchen noch sehr weit von dem Grenzwert der Kohäsion und der Adhäsion des Wassers an Pflanzenmembranen entfernt. Auf einem indirekten Wege ist es Renner und Ursprung gleichzeitig gelungen, bei Versuchen mit dem Annulus von Farnsporangien Werte zu bekommen, die den Verhältnissen bei Pflanzen eher entsprechen. Bekanntlich besitzen die Annuluszellen der Farne verdickte Wände, mit Ausnahme der Außenwand, die dünn bleibt. Die Zellen sind anfangs mit Wasser ganz gefüllt (s. Fig. 16a). Trocknen sie allmählich aus, so wird das Volumen des Wassers in der Zelle geringer.


Fig. 15.

Es müßte, wenn die Form der Zelle unverändert bliebe, entweder Luft in die Zelle eindringen, oder aber ein luftleerer Raum entstehen. Keins von beiden tritt ein, denn es müßte in beiden Fällen entweder das Wasser von der Membran abreißen oder die Wassersäule in sich zerreißen. Die Adhäsion und Kohäsion sind aber so bedeutend, daß sie nicht überwunden werden; es bleibt vielmehr anfangs der Zusammenhang von Wasser und Membran unter Hereinziehung der äußeren Membran bestehen und die Zelle wird deformiert, so daß das Zellvolumen sich, entsprechend der Wasserabnahme, vermindert (s. Fig. 16b). Ist aber die dünne Membran ganz hereingezogen, so ist eine weitere Deformation der Zelle unmöglich. Ein weiterer Wasserverlust kann nur unter Überwindung der Adhäsion oder Kohäsion vor sich gehen. Da infolgedessen auch die Kraft aufgehoben wird, welche die Zelle deformiert hielt, so wird die Zelle elastisch in ihre frühere Lage zurückspringen, was wir mit Leichtigkeit unter dem Mikroskop beobachten können. Die Saugkraft, die man anwenden muß, um den Annuluszellen beim Zurückspringen Wasser unter Überwindung der Adhäsion oder Kohäsion zu entziehen, können wir leicht messen. Wir brauchen zu diesem Zwecke nur die Sporangien in osmotisch wirksame Lösungen zu legen oder unter verschiedenen Dampfspannungen zu halten und zu beobachten, wo das Zurückspringen der Sporangien stattfindet. Die Versuche haben ergeben, daß dabei die Saugkraft den enormen Wert von etwa 350 Atm. haben muß. Was hierbei überwunden wird, die Adhäsion oder die Kohäsion, bleibt unentschieden. Jedenfalls können wir sagen, daß die Kohäsion des Wassers nicht geringer als 350 Atm. ist. Die Adhäsion an den Membranen wird selbstverständlich von deren Beschaffenheit abhängen und von vielleicht ziemlich geringen Werten bis zu hohen wie beim Farnannulus variieren. Bei unbenetzbaren Membranen, wie Cutikularhäutchen, Wachsüberzügen usw. wird überhaupt keine Adhäsion vorhanden sein, aber solche kommen bei den Gefäßen nicht vor. Wir sehen also, daß die gewonnenen Werte genügen, um eine Kontinuität der Wasserfäden auch in den höchsten Bäumen zu sichern. Je höher die Wasserfäden sind, unter desto größerer hydrostatischer Zugspannung wird sich natürlich das Wasser befinden: mit jeder Höhenzunahme von 10 m wird sich die Zugspannung um je eine Atmosphäre erhöhen. Wie kommt es nun, daß in die Gefäße, in denen das Wasser unter Zugspannung steht, keine Luft von außen eindringt, oder keine Luftblasen sich aus dem Wasser ausscheiden? Die Gefäße stoßen normalerweise fast


Fig. 16a.


Fig. 16b.

niemals an Interzellularen an, sondern sind stets von lebenden Zellen umgeben, diese aber sind für Luft vollkommen undurchlässig. Es liegt ja bei lebenden turgeszenten Zellen überhaupt kein Anlaß zur Lufteinsaugung vor, denn der Inhalt befindet sich unter Druck. Andrerseits kann eine Luftblase in unverletzten Gefäßen stets nur unter Überwindung der Adhäsion oder Kohäsion entstehen, wozu wohl keine Möglichkeit vorliegt [1]). Schneidet man ein Gefäß dagegen an, so wird sofort Luft in dasselbe eindringen und die Kontinuität der Wasserfäden wird dabei unterbrochen. Die Luftblase wird natürlich nur bis zur nächsten Scheidewand der Gefäße vordringen können und hier Halt machen. Der zellige Aufbau des Leitungssystems bietet deshalb der Pflanze einen ausgezeichneten Schutz für die Aufrechterhaltung der Kontinuität der Wasserfäden. Wenn durch Verletzung einige Fäden auch reißen, so bleiben die anderen doch unberührt. Wird die Wunde verschlossen, so konnte Bode bemerken, daß die eingedrungene Luft wieder resorbiert wurde, und die Kontinuität des Wasserfadens somit sich wiederherstellte.

Betrachten wir nun zunächst die Verhältnisse, wie sie in einem 20 m hohen Baum vorliegen würden, wenn eine Transpiration bei reichlicher Wasserversorgung der Wurzeln nicht stattfände: Das Wurzelsystem würde unter diesen Verhältnissen wassergesättigt sein, eine Saugkraft der Zellen wäre nicht vorhanden. Am unteren Ende der Gefäße wäre das Wasser unter normalen Atmosphärendruck, am oberen, der Höhe von 20 m entsprechend, dagegen unter Zugspannung von 2 Atmosphären. Wenn sich die Blattzellen an der Spitze im Gleichgewicht befinden sollen, so können sie selbst bei fehlender Transpiration niemals wassergesättigt sein, sondern müssen eine Saugkraft der Zelle von 2 Atm. aufweisen, die dazu nötig ist, um die Zugspannung des Wassers in den Gefäßen zu äquilibrieren. Je tiefer am Stamme die Blätter inseriert sind, desto geringer braucht ihre Saugkraft zu sein, da ja auch die Zugspannung des Wassers im Gefäße mit abnehmender Höhe geringer wird.

So würden die Verhältnisse bei einem statischen Gleichgewicht liegen, das in der Natur aber wohl kaum jemals eintritt. Normalerweise wird stets eine gewisse Wasserabgabe durch die Blätter stattfinden und entsprechend ein Wasserstrom von unten nach oben durch den Stamm fließen. Durch den Wasserverlust der Blattzellen steigt ihre Saugkraft, das statische Gleichgewicht wird gestört. Den weiter innen liegenden Zellen wird Wasser entzogen, die Saugung pflanzt sich bis in das Gefäß-

---

[1]) In Glasröhren sind die Verhältnisse wesentlich anders. Hier kann bei Unterdruck die im Wasser gelöste Luft sich einfach in die an der Wand adsorbierte Luftschicht ausscheiden und bei Ausdehnung eine Blase bilden.

wasser fort, und der Zug wird auf alle mit den Gefäßen in Berührung befindlichen Zellen übertragen. Die Turgeszenz wird überall etwas geringer. Auch bei den Wurzelzellen wird das Gleichgewicht gestört, und es findet Wasseraufnahme aus dem Boden statt. Bei gleichbleibender Transpiration wird schließlich eine gleichmäßige Wasseraufnahme stattfinden, es stellt sich ein dynamisches Gleichgewicht ein. Der einsetzende Wasserstrom kann aber nur unter Überwindung der Reibungswiderstände in den Leitbahnen aufrecht erhalten werden. Die Saugkraft der Blattzellen muß also noch um den Betrag dieser Widerstände gegenüber der Saugkraft der Wurzelzellen steigen. Wie groß sind nun die Reibungswiderstände in den Gefäßen? Genügen die beobachteten Saugkräfte, um ein Zustandekommen des Wasserstromes zu erklären?

Wir sahen, daß auf je 10 m Höhe ein hydrostatischer Zug von 1 Atm. zu überwinden ist. Dazu kommt noch der Reibungswiderstand in den Gefäßen. Dieser hängt von der Geschwindigkeit des Wasseraufstieges, d. h. von der Wassermenge, und von der Größe des leitenden Querschnittes ab. Huber hat kürzlich versucht, diese Widerstände bei Holzpflanzen zu bestimmen. Als Leitfläche wurde der Querschnitt des gesamten Holzkörpers ohne Mark bei Baumzweigen genommen. Da es sich um 4jährige Zweige handelt, so ist dieses erlaubt. Bei älteren Holzteilen beteiligen sich aller Wahrscheinlichkeit nach nicht alle Jahresringe an der Wasserleitung, sondern nur die jüngsten. Eine genaue Bestimmung der Leitfläche ist aus diesem Grunde nicht möglich. Da streng genommen die Leitfläche sich nur aus dem lichten Lumen der Gefäße zusammensetzt, so ist sie von Huber etwas zu groß veranschlagt. Andrerseits wurde die transpirierte Wassermenge an abgeschnittenen und in Wasser gestellten Zweigen bestimmt. Unter diesen Verhältnissen aber transpirieren die Zweige mehr als normalerweise am Baum. Die beiden Fehler werden sich also zum Teil aufheben. Das Verhältnis der in einer Stunde transpirierten Wassermenge zu der Leitfläche gibt die Geschwindigkeit des Wasseraufstieges an.

	Kol. I	II	III
Birke	22,3 $\frac{cm}{h}$	77 cm	0,29
Stieleiche	23,4 „	113 „	0,21
Buche	23,0 „	98 „	0,23
Lärche	15,3 „	22 „	0,70
Steineiche	<5,0 „	48 „	<0,10
Stechpalme	5,0 „	13,5 „	0,37
Schwarzföhre	1,9 „	20 „	0,10
Fichte	4,8 „	—	—

Es zeigt sich, daß sie bei sommergrünen Laubbäumen ziemlich gleich ist, bei immergrünen Laubbäumen und Nadelhölzern dagegen schon viel geringer. Das erklärt sich durch die sehr viel geringere Leitfähigkeit des Holzes bei letzteren, bei denen entweder die Gefäße sehr viel enger oder nur Tracheiden vorhanden sind (s. Tab. Kol. 1).

Aus den von Farmer gefundenen Zahlen berechnet dann Huber die Geschwindigkeit, mit der das Wasser unter einem Druck von einer Atmosphäre durch Holz durchfiltriert, wenn die Länge des Holzstückes 1 m beträgt. Diese Werte sind in Kolonne II wiedergegeben. Jetzt läßt sich auch der Widerstand, den der Wasserstrom von der Stärke des Transpirationsstromes bei einer Weglänge von 1 m zu überwinden hat, leicht berechnen, denn aus den Versuchen von Bode geht hervor, daß zwischen Filtrationsgeschwindigkeit und Filtrationswiderstand direkte Proportionalität besteht. Wir brauchen also nur die Zahlen von Kolonne I durch die Zahlen von Kolonne II zu dividieren, um die in der transpirierenden Pflanze bestehenden Widerstände pro Meter Weglänge in Atmosphären zu erhalten (s. Kolonne III).

Diese Zahlen können uns natürlich nur einen ungefähren Anhaltspunkt geben, immerhin zeigen sie, daß die zu überwindenden Widerstände nicht so groß sind, wie man früher zum Teil angenommen hat. Auf 10 m Stammhöhe würden bei der Buche zu der 1 Atmosphäre Zugspannung noch etwa 2,3 Atmosphären zur Überwindung des Filtrationswiderstandes hinzukommen. Es fragt sich, ob wir entsprechende Saugkraftunterschiede bei den Pflanzen messen können. Wie sollen wir überhaupt das Saugkraftgefälle an einem Stamme bestimmen? Man hat versucht, Manometer im Holz anzubringen und aus den Manometermessungen Rückschlüsse zu ziehen. Aber in den Pflanzenzellen selbst besitzen wir ja solche Manometer, wenn wir die Saugkraft der Zellen bestimmen. Überall längs den ganzen Leitungsbahnen müssen sich die Zellen ins Gleichgewicht mit der Zugspannung des Wassers in den Gefäßen setzen. Da diese Zugspannung von oben nach unten fällt, so muß auch die Saugkraft der Zellen von oben nach unten abfallen.

Eingehende exakte Angaben auf diesem Gebiete verdanken wir Ursprung und Blum, durch deren zahlreiche Arbeiten viele mit der Wasserleitung zusammenhängende Fragen auf eine exakte Grundlage gestellt worden sind.

Betrachten wir also die Verteilung der Saugkraft der Zellen bei einem Baum, z. B. einer Buche:

Nehmen wir gleichartige Organe, (z. B. Blätter), die verschieden hoch am Stamme inseriert sind und vergleichen wir die Saugkräfte gleichartiger Zellen dieser Organe

	2,7 m hoch	8,7 m	11,1 m	13 m hoch
ob. Epidermis	7,5	9,3	9,9	10,5
Palisaden	15,0	15,6	17,1	17,1
Schwammparenchym	11,1	12,4	14,3	14,3
unt. Epidermis	5,9	8,4	9,3	9,9
Schließzellen	8,1	9,9	9,9	10,5

Wir sehen sofort, daß mit steigender Insertionshöhe der Blätter die Saugkraftwerte gleicher Zellen ansteigen — ein Zeichen, daß die Wasserversorgung durch Erhöhung der Kohäsionsspannung in den Gefäßen bei den oberen Blättern erschwert ist. Um aber die Frage zu entscheiden, ob die Steigerung der Saugkraftwerte zur Unterhaltung des Wasserstromes in den Gefäßen genügt, müßten wir, streng genommen, die Saugkräfte der direkt an die Gefäße anstoßenden Zellen, d. h. der Gefäßbündelscheiden messen. Diese Werte fehlen im vorliegenden Falle, jedoch haben an Efeu ausgeführte Versuche von Ursprung gezeigt, daß die Saugkraftwerte der Epidermiszellen nur wenig über den Werten der Scheiden liegen. Es ist ja sicher, daß die Kohäsionsspannung in den Gefäßen kleiner sein muß als die kleinsten Saugkraftwerte der anderen Zellen, sonst könnten diese ja kein Wasser aufnehmen. Zur Berechnung des Saugkraftanstieges mit der Höhe werden wir in vorliegendem Falle deshalb die Werte für die unteren Epidermiszellen nehmen. Wir finden bei diesen bei einer Zunahme der Insertionshöhe von 2,7 m auf 8,7 m eine Saugkraftzunahme von 2,5 Atm., von 8,7 m auf 11,1 m entsprechend 0,9 Atm., von 11,1 m auf 13 m schließlich eine Zunahme von 0,6 Atm. Berechnen wir diese Zahlen auf je 10 m Stammhöhe, so würden wir eine Zunahme der Saugkräfte in dem unteren Stammteil von 4,1, im mittleren von 3,8 und im oberen von 3,2 Atmosphären erhalten. Aus den Zahlen von Huber entnehmen wir: Zunahme des Reibungswiderstandes bei der Buche auf 10 m 2,3 Atm., dazu eine Zunahme des Kohäsionszuges einer 10 m hohen Wassersäule — 1 Atm., zusammen 3,3 Atm. Die Übereinstimmung ist also eine glänzende. Die Saugkraftsteigerung auf je 10 m Höhe berechnet, zeigt eine ständige Abnahme mit zunehmender absoluter Höhe von 4,1 Atm. bis auf 3,2 Atm. Diese Tatsache wird wohl kaum eine zufällige sein. Wie Huber an einem Beispiel zeigen konnte, transpirieren die oberen Blätter weniger[1]). Außerdem muß durch die unteren Teile des Stammes der Wasserstrom für den Gesamtbaum durchgehen, während durch die oberen Teile nur das Wasser für die Spitzenregion durch-

[1]) Diese Verhältnisse scheinen nur für Bäume von beträchtlicher Höhe Geltung zu haben. Bei krautigen Pflanzen konnte Alexandrow genau das Gegenteil nachweisen. Hier transpirieren die oberen Blätter am stärksten und saugen den unteren das Wasser ab.

geht. Die Geschwindigkeit des Transpirationsstromes wird also in den unteren Teilen, wenn die Leitfläche nicht proportional der durchgeleiteten Wassermenge zunimmt, größer sein müssen. Folglich sind auch die Reibungswiderstände größer und die Zunahme der Saugkräfte muß gleichfalls größer sein.

Auf eine andere Weise hat Renner versucht, die Saugkräfte zu bestimmen, die in den Leitungsbahnen lebender Pflanzen auftreten. Mit dem Potometer bestimmte er die Wasseraufnahme abgeschnittener normaler Zweige; darauf wurde der ganze Sproß geköpft und an dem Stumpf eine Luftpumpe angebracht, und mit einer Saugkraft von 1 Atm. gesaugt. Bei normalen abgeschnittenen Zweigen zeigte es sich, daß die Wasseraufnahme bei Pumpensaugung sehr viel größer war. Normalerweise waren also die Saugkräfte, welche die Blätter auf das Gefäßwasser ausübten, kleiner als eine Atmosphäre — ein Zeichen, daß die Wasseraufnahme nicht behindert ist, und die Widerstände in den Gefäßen nur gering sind. Vergrößert man letztere aber künstlich durch Anlegen von Klemmen, Kerben oder Verstopfen der Schnittfläche, so sieht man, wie anfangs, die Wasseraufnahme der abgeschnittenen Zweige fällt. Allmählich aber fängt sie an zu steigen und erreicht schließlich wieder ihre anfängliche Größe. Da der erhöhte Widerstand während dieses Versuches sich nicht geändert hat, so kann die allmähliche Zunahme der Wasseraufnahme bis zur normalen Höhe nur durch eine Erhöhung der Saugkräfte der Blattzellen zustande kommen. Tatsächlich bemerkt man jetzt nach Abschneiden des Sprosses und Anlegen der Pumpe, daß die Wasseraufnahme bei Pumpensaugung geringer als vorher bei der Sproßsaugung ist. Es konnte daraus berechnet werden, daß die Saugung der Sproßteile bei erhöhten Widerständen mehrere Atmosphären betragen mußte. Durch ähnliche Versuche konnte Renner das Vorhandensein von genügenden Saugkräften auch bei Freilandpflanzen nachweisen.

Somit sehen wir, daß in der Pflanze tatsächlich ein Saugkraftgefälle von den oberen Teilen der Leitungsbahnen zu den unteren besteht, das nicht nur die Hebung des Wassers zu den höchsten Spitzen der Bäume ermöglicht, sondern durch das auch ein Wasserstrom von der Stärke und Geschwindigkeit des Transpirationsstromes zustande kommen kann. Damit scheint die Theorie der Wasserleitung, die auf der Kontinuität der Wasserfäden von der Spitze bis zur Basis der Pflanzen beruht und deshalb als Kohäsionstheorie bezeichnet wird, endgültig gefestigt zu sein, wenn auch im Einzelnen immer noch Veränderungen eintreten können und z. B. der Nachweis von kontinuierlichen Wasserfäden und ihrer Verteilung bei Holzpflanzen immer noch zu wünschen übrig läßt. Bei krautigen durchsichtigen Sten-

geln konnte Bode zeigen, daß diese Kontinuität besteht und selbst bei starkem Welken der Pflanzen, also bedeutender Erhöhung der Zugspannung, niemals unterbrochen wird.

Aber nicht nur in den Gefäßen muß dieses Saugkraftgefälle bestehen. Das Wasser wird in der Wurzel den Gefäßen zugeleitet und in den Blättern von den Gefäßen abgeleitet. Auch dort müssen wir also ein ähnliches Gefälle von Zelle zu Zelle verfolgen können. Ursprung u. Blum haben die mühevolle Arbeit unternommen und an einer Pflanze — dem Efeu — die Verteilung der Saugkraft genau verfolgt. Die Resultate sind trotz der großen Schwierigkeiten einer solchen Untersuchung und trotz der im Einzelnen nicht zu umgehenden Versuchsfehler überaus günstig ausgefallen.

Fangen wir mit der Wurzelspitze an: hier an der Wasserquelle wird die Saugkraft am geringsten sein, sie beträgt beim untersuchten Exemplar im Mittel 1,3 Atm. Die äußeren aufnehmenden Partien müssen eine geringere Saugkraft besitzen als die inneren Parenchymzellen. Tatsächlich war S_{Zelle} der Epidermis 1,0 Atm., der Innenrinde 1,6 Atm. An der Endodermis macht sich eine bisher noch nicht ganz aufgeklärte Unregelmäßigkeit bemerkbar. Wir werden auf diesen sog. Endodermissprung noch später zu sprechen kommen. Nehmen wir jetzt eine 18 cm hinter der Spitze liegende Wurzelzone, so haben wir hier keine Wasser absorbierende Wurzeloberfläche mehr vor uns. Das Wasser wird durch die Gefäße von den Wurzelenden zugeleitet. Sofort ändert sich auch die Verteilung der Saugkraft auf dem Querschnitt: die kleinsten Saugkräfte liegen am wasserführenden Hadrom (2,1 Atm.), in der mittleren Rinde sind sie schon 2,4 Atm. und außen am Phellogen bereits 3,2 Atm. Bei der Wurzelspitze sehen wir beim Durchwandern von 4 Zellschichten von der Epidermis bis zur Innenrinde einen Anstieg der Saugkraft von 0,6 Atm., hier an den älteren Wurzelteilen bei 12 Schichten vom Hadrom bis zum Phellogen 1,1 Atm. Im ersten Falle muß der Filtrationswiderstand also ein sehr viel bedeutenderer sein; das ist auch tatsächlich der Fall. Bei den Wurzelspitzen muß eine sehr viel größere Wassermasse von außen nach innen wandern; nehmen sie doch das Wasser für die ganze Pflanze auf. Bei älteren Wurzelteilen dagegen dient das Wasser nur zur Versorgung der entsprechenden Wurzelrindenteile.

Beim Stämmchen wurde die Verteilung der Saugkraft an drei Stellen untersucht: 9 cm, 35 cm und 225 cm über dem Boden. Es wurden folgende Zahlen gefunden: Höhe 35 cm: Markzellen 2,4 Atm., Markstrahl im Holz 2,1 Atm., Markstrahl der sekundären Rinde 2,6 Atm., Rinde (innen) 2,9 Atm., Rinde

(Mitte) 3,4 Atm., Phellogen 3,7 Atm.; Höhe 225 cm: Mark 4,8 Atm., Markstr. (Kambiam) 4,2 Atm., Rinde (innen) 5,0 Atm., Rinde (Mitte) 7,3 Atm., Epidermis 7,4 Atm. Auf dem untersten Querschnitt (9 cm) zeigten die Zahlen Unregelmäßigkeiten; sie sind deshalb in die folgende Tabelle, welche die Verteilung der Saugkräfte nochmals übersichtlich zeigt, nicht aufgenommen worden:

		Mark	Holz	Bast	Rinde		
Stamm	Höhe 225 cm	4,8	4,2	—	5,0 — 7,3 — 7,4		
	Höhe 35 cm	2,4	2,1	2,6	2,9 — 3,4 — 3,7		
Wurzel	18 cm von der Spitze	—	2,1	—	2,4	—	3,2
	Spitze	—	—	—	1,6	—	1,0

Die Verteilung der Saugkraft in der Pflanze zeigt also eine ganz bestimmte Gesetzmäßigkeit. Das Minimum liegt immer in dem wasserzuleitenden Holzteil. Von diesem steigt in der Richtung der Wasserbewegung die Saugkraft an, zum Mark einerseits und zur Peripherie andrerseits. Die höchsten Werte liegen dort, wo durch Transpiration eine ständige Wasserabgabe nach außen stattfindet, d. h. bei den Außenschichten. Gleichzeitig sehen wir, daß in radialer Richtung die Saugkraft sehr viel rascher ansteigt als in der Längsrichtung, ein Zeichen, daß hier die Widerstände beim Durchwandern von Zelle zu Zelle sehr viel größer sind als bei der Leitung in den Gefäßen. Der Unterschied wird noch auffallender, wenn man berücksichtigt, daß die in der Längsrichtung geleitete Wassermasse sehr viel größer ist, als diejenige, in radialer Richtung, welche nur zum Ersatz der geringen, durch die Rinde transpirierten Wassermenge dient.

Die Verteilung im Blattstiel bietet nichts wesentlich Neues. Das Minimum liegt wiederum im Holzteil, das Maximum in der Außenschicht. Jetzt steigt das Saugkraftgefälle auch in der Längsrichtung rascher an, — ein Zeichen, daß die Gefäße im Blattstiel größere Widerstände der Wasserleitung entgegensetzen. Im Blatt nimmt ebenfalls die Saugkraft von den Nerven nach allen Seiten zu. Die Palisaden zeigen die höchsten Werte

dann folgen die Schwammparenchymzellen; die niedrigsten Werte mit Ausnahme der Gefäßbündelscheiden zeigen die Epidermen. Sie können also nicht durch die Palisaden oder die Schwammparenchymzellen mit Wasser versorgt werden, sondern müssen dieses direkt von den größeren Nerven, die mit ihren Scheiden an die Epidermen stoßen, beziehen. Diese niedrigen Saugkraftwerte sprechen für die Funktion der Blattepidermen als Wasserspeicher. Vergleicht man gleichartige Zellen eines Blattes von verschiedenen Stellen miteinander, so zeigen sie wiederum einen gleichmäßigen Anstieg der Saugkraft von der Blattbasis zur Blattspitze. So beträgt z. B. die Saugkraft der Zellen auf der Oberseite über der Hauptnervbasis 7,3 Atm., über der Hauptnervmitte 7,8 Atm. und über der Spitze 8,7 Atm. Auf der Unterseite waren die entsprechenden Zahlen 6,0, 6,9 und 8,1 Atm. Die Blattepidermis zeigte an der Stielbasis 9,2, an der Stielspitze 10,1 Atm. In den Palisaden stieg die Saugkraft von 12,1 Atm. bei der dritten Zelle von einem starken Nerv an gerechnet, bis zu 32,6 Atm. in der 210 bis 214ten Zelle. Weiterhin nahm die Saugkraft wieder ab, was darauf hinweist, daß jetzt die Wasserversorgung von einem anderen Nerv aus erfolgte.

Somit sehen wir, daß das Wasser in der ganzen Pflanze unter einer bestimmten Zugspannung steht. Die Wasserleitung erfolgt stets vom Orte der geringsten $S_{\text{-Zelle}}$ zu den Stellen mit der größten $S_{\text{-Zelle}}$. Normalerweise geht dabei der Wasserstrom stets in einer Richtung von der Wurzel zu den Sproßspitzen. Durch Eingriffe kann aber die Verteilung der Saugkräfte beliebig verändert werden und somit auch die Richtung der Wasserleitung. Tauchen wir z. B. einen Seitensproß ins Wasser und schneiden die Spitze unter Wasser ab, so wird hier plötzlich die Zugspannung aufgehoben, die Saugkräfte der angrenzenden Zellen fallen auf Null; es wird jetzt Wasser reichlich von diesen Stellen aufgenommen werden und den anderen Pflanzenteilen zugeführt. Entsprechend werden die Saugkräfte in diesem Seitensproß von der Spitze zur Basis steigen. Man kann sogar die Richtung des Wasserstromes in der ganzen Pflanze umkehren. Läßt man z. B. eine Pflanze mit den Wurzeln aus einer Salzlösung saugen, schneidet darauf die Sproßspitzen ab und taucht den Stumpf in reines Wasser, so stürzt das Wasser jetzt, da die Wurzelzellen die größten Saugkräfte aufweisen, von der Schnittfläche zu den Wurzeln. Zugleich ist dieser Versuch auch ein Beweis, daß die Wasseraufnahme der Wurzeln vorher nur durch die Saugung der transpirierenden Teile zustande kam.

Dixon hat neuerdings die Ansicht ausgesprochen, daß auch unter normalen Bedingungen der Transpirationsstrom in ver-

schiedenen für sich abgeschlossenen Röhrensystemen in beiden Richtungen vor sich geht und somit sowohl dem Stofftransport nach oben, wie auch dem Abtransport nach unten dient. Diese Ansicht bedarf aber noch sehr der Beweise, namentlich wird die Saugkraftverteilung im Stamm in diesem Falle eine sehr unregelmäßige sein müssen, wofür vorläufig noch jegliche Anhaltspunkte fehlen.

Das Bestehen von Zugspannungen im Leitungssystem kann leicht direkt nachgewiesen werden. Läßt man einen Sproß unter Überwindung von großen Widerständen saugen, d. h. also bei hohen Zugspannungen, so werden die Gefäße durch diese Spannung sich verengen. Ihre Membranen müssen zum Teil entquellen, bis die Quellungssaugkraft der Zugspannung entspricht. Mißt man den Durchmesser des Holzteiles unter diesen Bedingungen und hebt dann rasch die Zugspannung durch Anschneiden der Gefäße auf, so sieht man, wie sich der Holzkörper als Ganzes und jedes einzelne Gefäß ausdehnt (Bode).

Zum Schluß wollen wir aber noch auf eine Schwierigkeit hinweisen, die in dem so gute Übereinstimmung mit der Kohäsionstheorie zeigenden Bilde der Saugkraftverteilung störend in Erscheinung tritt und einer weiteren Aufklärung harrt. Es handelt sich um den sogen. Endodermissprung in der Wurzel. Wir müßten annehmen, daß in der Absorptionszone die Saugkraft gleichmäßig von außen nach innen bis zu den Gefäßen zunimmt, wie es auch bei den ersten Untersuchungen den Anschein hatte. Dies trifft auch für die Wurzelrinde zu, aber von der Endodermis an nimmt die Saugkraft plötzlich ab. Hier sei z. B. eine Messung von Ursprung angeführt: Epidermis 0,3 Atm., Rindenschichten 1—7: 0,5, 1,5, 1,8, 2,0, (1,8), 2,2, 2,3 Atm., Endodermis 1,6 Atm., Perizykel 1,4 Atm., Gefäßparenchym 1,6 Atm. Wie können wir diese Erscheinung hier, wo doch zweifellos eine Wasserverschiebung von außen nach innen stattfindet, erklären? Augenscheinlich liegen die Verhältnisse nicht immer so einfach, wie wir sie bisher darstellten.

Die Wasseraufnahme durch die Wurzeln, so wie wir sie bisher behandelten, wäre ein vollkommen passiver Vorgang. Die Saugung der Blattzellen wird durch die Wasserfäden auf die Wurzelzellen übertragen, pflanzt sich hier bis zu den Wurzelhaaren fort und bedingt schließlich die Wasseraufnahme aus dem Boden durch letztere. Nun sind schon seit langem Vorgänge bekannt, die auf eine gewisse Aktivität des Wurzelsystems bei der Wasseraufnahme hinweisen. Wir denken an die Erscheinungen des Wurzeldruckes. Bekanntlich kann man bei vielen Pflanzen namentlich im Frühjahr beim Austreiben beobachten, daß nach Abschneiden des oberirdischen Teiles aus dem Stumpf reichlich Wasser aus den Gefäßen herausfließt. Die

Wasserausscheidung durch Wurzeldruck kann Tage und Wochen anhalten. Die Menge des ausgeschiedenen Wassers kann eine ziemlich beträchtliche sein. Bringt man am Stumpf ein Manometer an, so bemerkt man, daß das Wasser unter einem gewissen Druck hervorgepreßt wird. Dieser ist meist nicht sehr groß, nur bei Holzpflanzen wie der Rebe übersteigt er 1 Atm. Im Extrem kann er bei der Birke sogar 2 ½ Atm. betragen.

Im engen Zusammenhang mit dem Wurzeldruck steht auch die Wasserausscheidung durch passive Hydathoden oder Wasserspalten. Bei Gramineen, Equisetum, Alchemilla, Tropaeolum, Vitis und anderen einheimischen und ausländischen Pflanzen kann man in feuchter Atmosphäre an den Blattspitzen und dem Blattrande die Bildung von Wassertröpfchen beobachten, die abfallen, durch neue ersetzt werden usw. Das in den Gefäßen durch die Wurzeltätigkeit unter Druck stehende Wasser filtriert in allen diesen Fällen an den Stellen des kleinsten Widerstandes bei den Wasserspalten durch die Zellen durch und wird nach außen ausgeschieden. Dadurch kann auch bei fehlender Transpiration ein gewisser Wasserstrom von den Wurzeln nach oben aufrecht erhalten werden. Woher stammt in diesen Fällen die Energie zur Wasserhebung? Augenscheinlich können nur die Wurzellzellen dafür verantwortlich gemacht werden. Das Wasser muß von bestimmten Zellen der Wurzel in die Gefäße hereingepreßt werden. Wie können wir uns aber so eine Pumpvorrichtung vorstellen?

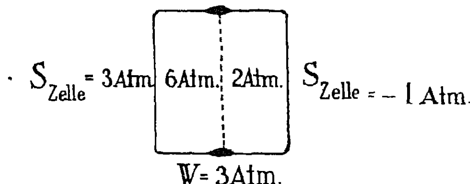


Fig. 17.

Die Gleichung für das übliche Schema der Pflanzenzelle $S_{\text{-Zelle}} = S_{\text{-Zellinhalt}} - W$. kann uns wohl eine Wasseraufnahme durch die Zelle verständlich machen, aber eine Pumptätigkeit ist daraus ohne Weiteres nicht herauszulesen. Um diese zu erklären, müssen wir zu der Annahme einer ungleichen Saugkraftverteilung des Zellinhaltes greifen. Soll z. B. in einer Endodermiszelle (Fig. 17) die Saugkraft des Zellinhaltes an der Außenseite gleich 6 Atm., an der Innenseite gleich 2 Atm. sein, wobei der Wanddruck 3 Atm. beträgt. Der Wanddruck wird in der ganzen Zelle natürlich derselbe sein.

Berechnen wir jetzt die $S_{\text{-Zelle}}$ an der Außenseite, so erhalten wir sie gleich $6 - 3 = 3$ Atm., an der Innenseite gleich $2 - 3 = -1$ Atm. Eine negative Saugkraft bedeutet aber nichts anderes, als daß das Wasser aus der Zelle unter einem Druck herausgepreßt wird. Wenn also außen von der Endodermiszelle

eine Rindenzelle mit einer Saugkraft von 2 Atm. angrenzt, innen eine Perizykelzelle mit $S_{\text{-Zelle}} = 0$ Atm., so würde trotzdem das Wasser von außen nach innen wandern. Wollten wir aber bei solch einer Endodermiszelle die Saugkraft der Zelle nach den üblichen Methoden bestimmen, so würden wir finden, daß sie in einer Zuckerlösung mit der Saugkraft von 1 Atm. ihr Volumen nicht verändert, denn sie saugt in diesem Falle das Wasser außen mit einer Kraft von 2 Atm. auf und gibt es innen mit derselben Kraft wieder ab. Wir erhalten also für $S_{\text{-Zelle}}$ einen Mittelwert von 1 Atm. und könnten gegenüber den Rindenzellen einen Endodermissprung feststellen. In der oben angeführten Zahlenreihe von Ursprung könnten wir z. B. an folgende Werte der $S_{\text{-Zelle}}$ denken:

Rinde		Endodermis außen	Endodermis innen	Zentralzylinder	
2,2;	2,3;	2,4	0,8;	1,4;	1,6
		Mittel 1,6			

Bei einem Wanddruck von 2 Atm. wäre dann hier die $S_{\text{-Zellsaft}}$ außen gleich 4,4 Atm. und innen gleich 2,8 Atm.

Wie soll aber solch eine ständige Konzentrationsdifferenz aufrecht erhalten bleiben? In einem einfachen physikalischen Apparat wäre es undenkbar, hier müßte die Diffusion alle Unterschiede nach kurzer Zeit ausgleichen. In einer lebenden Zelle dagegen können wir uns eine dauernde Konzentrationsdifferenz vorstellen. Es braucht nur an einer Stelle, z. B. Stärke in Zucker übergeführt und an einer anderen der hindiffundierende Zucker veratmet zu werden. Die physiologischen Vorgänge brauchen ja nicht gleichmäßig in der ganzen Zelle vor sich zu gehen. Ursprung macht auch darauf aufmerksam, daß die Zellmembran der $S_{\text{-Zelle}}$ entsprechend außen stärker entquollen sein muß als innen, und er wirft die Frage auf, ob nicht aus diesem Grunde an der Grenze der verschiedenen Quellungszustände der Casparysche Streifen eingelagert ist — eine Eigentümlichkeit, die in der Pflanzenanatomie einzig dasteht. Jedenfalls können wir die hier vertretene Ansicht der ungleichen Konzentrationsverteilung als eine Arbeitshypothese auffassen, bis durch weitere Versuche eine Klärung der Frage erfolgt. Konzentrationsunterschiede in einer Zelle können wir uns auf alle Fälle nur vorstellen, wenn sie lebenstätig ist. In Übereinstimmung damit zeigt auch die Pumptätigkeit der Wurzelzellen, die zum Wurzeldruck führt, eine große Abhängigkeit von den die Lebensfunktionen beeinflußenden Außenfaktoren. Niedrige Temperatur, Narkose oder gar Abtöten führen zur Hemmung oder zur sofortigen Einstellung der Wurzeltätigkeit. Welche

lebenden Zellen speziell beim Zustandekommen des Wurzeldruckes in Frage kommen, ist nicht bekannt. Bei der passiven Wurzelsaugung geht im Gegensatz zur aktiven die Wasseraufnahme selbst nach Abtöten der Wurzeln eine Zeitlang weiter.

Besonders häufig kann man Wasserausscheidung der Zellen — Bluten — nach Verwundung beobachten. Es fragt sich, ob nicht auch hier durch die Verwundung eine ungleiche Konzentrationsverteilung in den Zellen hervorgerufen wird. Wir könnten uns z. B. vorstellen, daß an der zur Wundfläche zugewandten Seite die Atmung besonders stark gesteigert wird, infolgedessen könnte die Konzentration hier soweit fallen, daß die $S_{\text{-Zelle}}$ negative Werte annimmt und Wasser aus der Zelle herausgepreßt wird.

In anderen Fällen dagegen, wenn nicht reines Wasser, sondern konzentrierte Lösungen zur Ausscheidung kommen, wie z. B. bei Nektarien oder Salzdrüsen müssen die Verhältnisse etwas anders liegen. Hier werden wohl auch Permeabilitätsänderungen eine Rolle spielen, jedoch gehören diese Fragen nicht mehr zum eigentlichen Wasserhaushalt der Pflanze.

Literaturverzeichnis.

Alexandrow, W. G., Der Wasserhaushalt eines Mesophytenblattes (Arb. d. Tifl. Bot. Gartens 1922, russisch).
Bode, H. R. (1922) l. c.
Dixon, H., The transpiration stream. London 1924.
Holle N., (1915), l. c.
Huber, B. (1923), l. c.
— Theoretische Betrachtungen zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung in der Pflanze (Biol. Zentralbl. **43**, 30, 1923).
— Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung in der Pflanze II (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **42**, 27, 1924).
Renner, O., Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung (Flora N. F. **3**, 171, 1911).
— Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **30**, 576, 1912).
—(1915) l. c.
Ursprung, A, Über die Blasenbildung in Tonometern (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **33**, 140, 1915).
Ursprung, A. und Blum, G., Besprechungen unserer bisherigen Saugkraftmessungen (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **36**, 599, 1919).
— — Zur Kenntnis der Saugkraft IV (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **39**, 70, 1921).
— und Hayoz, C. (1922) l. c.

II. Die Wasserbilanz.

Die noch so genaue Kenntnis der Wasseraufnahme, Transpiration und Wasserleitung einer Pflanze gibt uns an und für sich noch nicht die geringste Vorstellung von den Wasser-

verhältnissen einer Pflanze. — Wir wissen nicht, ob die Pflanze Wassermangel leidet, oder ob ihr Wasser im Überfluß zur Verfügung steht. Erst wenn wir alle diese Teilfunktionen von einem Gesichtspunkte aus gemeinsam betrachten, erhalten wir einen Begriff vom Wasserhaushalt der Pflanze als Ganzes. Namentlich ist in dieser Hinsicht das Verhältnis der Wasserabgabe zur Wasseraufnahme — die Wasserbilanz — von größter Wichtigkeit. Nur bei günstiger Wasserbilanz, wenn die Aufnahme nicht geringer als die Abgabe ist, kann die Pflanze dauernd am Leben bleiben. Vorübergehend kann natürlich auch die Aufnahme fallen und von der Abgabe übertroffen werden, stets muß aber in diesem Falle nach einiger Zeit das verlorene Wasser durch Besserung der Bilanzverhältnisse ersetzt werden. Wie lange im Einzelnen die Pflanze ungünstige Bilanzverhältnisse überdauern kann, wird bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden sein. Es hängt ebenso wie im kaufmännischen Betrieb davon ab, ob die Pflanze mit Reserven arbeitet oder nicht, und wie weit anpassungsfähig sie ist.

Wir wollen, bevor wir zur Besprechung der Einzelheiten übergehen, einige neue Begriffe einführen, die wir aus der Arbeit von Monfort entnehmen. Bezeichnen wir die durch Transpiration abgegebene Wassermenge in einer Zeiteinheit mit T, die in derselben Zeiteinheit durch die Wurzeln aufgenommene Wassermenge mit A, dann ist das Verhältnis T:A der Bilanzquotient. Ist sein Wert größer als 1, so herrscht Unterbilanz, kleiner als 1, so haben wir eine Überbilanz vor uns und ist er gleich 1, so herrscht Bilanzgleichgewicht. Außer dieser Größe ist auch noch eine andere für das Verständnis der Wasserbilanz wichtig, die Differenz T — A, die das absolute Defizit, oder bei negativem Wert den absoluten Gewinn wiedergibt, oder wenn man es im Verhältnis zur Transpirationsgröße ausdrückt $\frac{T-A}{T}$ das relative Defizit.

Es war eine allgemein verbreitete Annahme, daß im allgemeinen die Wasserabgabe und die Wasseraufnahme unter normalen Verhältnissen sich meist die Wage halten. Daß es nicht immer so ist, zeigt schon das Welken der Pflanzen, jedoch tritt dieses meist nur unter extremen Bedingungen ein. Die Arbeit von Vesque, der bereits 1878 exakte Versuche über die Wasserbilanz ausführte, ist verhältnismäßig wenig berücksichtigt worden, und erst in neuerer Zeit zeigt sich für diese Fragen wieder ein regeres Interesse.

Um die Bilanz festzustellen, muß man gleichzeitig an ein und derselben Pflanze die Wasseraufnahme und -abgabe messen. Man erreicht es, indem eine bewurzelte Pflanze in ein Potometer gebracht wird. Die Wasseraufnahme läßt sich dann volumetrisch

an der Kapillare ablesen, die Abgabe durch Gewichtsverluste des ganzen Apparates bestimmen.

Es zeigt sich, daß selbst unter normalen Verhältnissen bei Pflanzen in Wasserkulturen am Tage häufig eine Unterbilanz besteht. Diese ist natürlich in weitem Maße abhängig von den äußeren Bedingungen. So fand Montfort bei einer Maispflanze vormittags bei dauernd hellem Himmel eine halbstündige Aufnahme gleich 0,23 cm^3 und eine Abgabe von 0,27 g., nachmittags dagegen bei trübem Himmel und teilweise Regen eine Aufnahme = 0,21 cm^3 und eine Abgabe = 0,23 g. Der Bilanzquotient betrug vormittags 1,17, nachmittags 1,09, die Bilanz hatte sich wesentlich gebessert und zwar in erster Linie durch die verhältnismäßig starke Transpirationsherabsetzung, während die Aufnahme viel weniger abgenommen hatte. Bei der zarteren Impatiens parviflora betrug der Quotient selbst bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 76—78 % durchschnittlich noch 1,22. in sehr trockener Luft (über H_2SO_4) kann der Quotient sehr hohe Werte wie 1,5 oder 2,14 und selbst 6 annehmen, selbstverständlich wird bei solch einer Unterbilanz bald Welken eintreten. In sehr feuchter Luft fand dagegen Vesque den Quotienten gleich 0,80 und 0,60.

Es fragt sich nun, wie ändert sich die Bilanz bei plötzlicher Steigerung oder Hemmung der Transpiration und der Wasseraufnahme. Aus den Potometerversuchen von Renner geht deutlich hervor, daß bei plötzlicher Transpirationshemmung durch Untertauchen des Sprosses in Wasser, die Wasseraufnahme nur ganz allmählich abnimmt. Das ist auch verständlich. Die plötzliche Transpirationshemmung läßt ja die Saugkraft im Sprosse noch weiter bestehen, erst mit der allmählichen Absättigung und Abnahme der Saugkraft muß auch die Wasseraufnahme, die meist auf passiver Wurzelsaugung beruht, abnehmen. Köpft man dagegen die Sprosse, verhindert also nicht nur die Transpiration, sondern entfernt auch einen großen Teil der saugfähigen Zellen, so nimmt die Wasseraufnahme gleich von Anfang an stark ab; ganz hört sie auch jetzt nicht auf, da die Zellen des Stumpfes und die Wurzelzellen selbst ja auch nicht gesättigt sind.

Auch bei plötzlicher Überführung aus dampfgesättigter in trockene Luft wird die Wasseraufnahme hinter der fast sofort mit voller Stärke einsetzenden Transpiration nachhinken. Immerhin ist gleich von der ersten Minute an ein Anstieg der Wasseraufnahme (allerdings bei abgeschnittenen Zweigen) zu bemerken, der dann allmählich zunimmt. Die Blattzellen, bei denen die Saugkraft sehr rasch ansteigt, werden sehr bald in verstärktem Maße Wasser aus den Gefäßen entnehmen. Die Saugwelle pflanzt sich aber, wie Renner zeigen konnte, im Stengel mit

großer Geschwindigkeit fort. Bei bewurzelten Pflanzen dürfte eine längere Verzögerung stattfinden. Hier muß ja die Saugwelle erst noch durch mehrere Zellschichten bis an die Wurzeloberfläche vordringen.

Montfort hat diese Befunde ergänzt, indem er nicht die Transpiration änderte, sondern die Wasseraufnahme. Er erreichte es durch Auswechseln der normalen Nährlösung im Potometer durch Nährlösungen mit Zusatz von 0,1 und 1% $CaCl_2$.

Die Nährlösung mit schwachem Salzzusatz zeigte entweder gar keine Hemmung, oder aber es zeigte sich erst über Nacht eine Herabsetzung des gesamten Wasserverkehrs. Die starke Salzlösung hatte einen sofortigen Abfall der Wasseraufnahme zur Folge. Es entsteht ein großes, absolutes Defizit und dieses hat einen raschen Abfall der Transpiration zur Folge. Obgleich also die Transpiration etwas nachhinkt, so ist sie doch aufs engste mit dem Wasserzustrom verbunden. Weiterhin halten sich beide auf niedrigen Werten, die Unterbilanz bleibt bestehen, wobei das absolute Defizit nur gering ist. Wenn die Saugkraft der Lösung die Saugkraft der Wurzelzellen übersteigt, so wird sogar Wasser den Pflanzen entzogen werden können. Beim entgegengesetzten Versuch, der Übertragung aus der Salzlösung in eine Nährlösung, steigt die absorbierte Wassermenge rasch an und übertrifft die Transpiration bei Weitem. Da aber die äußeren Bedingungen für die Transpiration dieselben geblieben sind, so muß nach einer gewissen Absättigung die Wasseraufnahme wieder fallen. Erst wenn durch stärkeren Zustrom die Transpiration steigt, nimmt auch die Absorption wieder zu. Die Wasseraufnahme und Wasserabgabe brauchen also nicht immer proportional zu sein. Bei raschen Änderungen kann dabei der Bilanzquotient sehr verschiedene Größen annehmen.

Wie liegen die Verhältnisse aber bei Pflanzen, die im Boden wurzeln, und wie verhält sich die Wasserbilanz in der freien Natur? In diesen Fällen ist eine Messung der Wasseraufnahme und der Transpiration unmöglich. Trotzdem können wir aber gewisse Anhaltspunkte über den normalen Gang der Wasserbilanz erhalten. Jede Unterbilanz muß mit einer Abnahme des Wassergehaltes der Pflanze, jede Überbilanz mit einer Zunahme verknüpft sein. Eine Wasserab- und -zunahme der Zellen ist aber wiederum mit Volumänderungen verknüpft. Volumänderungen der Zellen werden aber wohl stets auch Änderungen des Gesamtvolumens von Organteilen der Pflanze nach sich ziehen. Gregor Kraus hat die Dicke der Baumstämme mit einem empfindlichen Apparate genau gemessen und konnte eine periodische Änderung der Dicke feststellen, die eng mit dem Transpirations-

gang zusammenhing. Tagsüber zeigte sich stets eine Durchmesserabnahme, nachts eine Zunahme. Folgende Zahlen geben diese Schwellungsperiode eines Birkenstammes wieder:

	Stammdurchmesser in mm	Temp. C⁰		Stammdurchmesser in mm	Temp. C⁰
8. Juni 6 p	48,218	18,1	9. Juni 7	48,200	16,0
7	48,262	17,9	8	48,08	18,2
8	48,296	17,0	9	48,05	19,4
9	48,316	16,0	10	48,05	19,7
10	48,280	14,8	11	48,00	20,3
11	48,306	14,3	12 m	47,95	21,0
9. Juni 12	48,346	13,6	1 p	47,94	19,0
1 a	48,372	13,2	2	48,00	17,0
2	48,416	12,6	3	48,10	16,0
3	48,322	12,1	4	48,20	16,3
4	48,298	12,0	5	48,23	17,0
5	48,272	13,0	6	48,242	17,3
6	48,248	13,6			

Jeder Temperatursteigerung entspricht im allgemeinen eine Dickenabnahme und umgekehrt. Jedoch ist diese Koinzidenz nicht ganz genau: das nächtliche Dickenmaximum liegt vor dem Temperaturminimum, das Tagesminimum der Durchmesserwerte nach dem Temperaturmaximum. Eine weit bessere Übereinstimmung zeigt die Schwellungsperiode mit den Änderungen der Luftfeuchtigkeit, die ja in erster Linie die Transpirationsgröße bestimmt. Ganz geringe Änderungen des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft rufen schon entsprechende Dickenänderungen hervor. Hier beim Holz wird es in erster Linie die Breite der Gefäße sein, die sich ändert und diese wird durch die verschieden hohe Kohäsionsspannung bedingt, mit der sich allerdings auch die Quellungskräfte und Saugkräfte aller lebenden Zellen ins Gleichgewicht setzen müssen, so daß wir tatsächlich von einer Wasserabnahme des Organs sprechen dürfen.

Einwandfreier kann man diese Wasserabnahme lebender Zellen bei Blättern nachweisen. Mit einem feinen Apparat (dem Pachymeter) konnte Bachmann auch hier deutlich Dickenänderungen feststellen. Auch diese Dickenänderungen stehen in direkten Beziehungen zur Wasserbilanz, so daß man aus ihnen wenigstens qualitativ auf letztere schließen darf. Leider ist der Apparat zu empfindlich, um Verwendung bei ökologischen Untersuchungen zu finden. Eine Volumänderung wird natürlich nicht nur zu einer Dickenänderung führen; auch in den beiden anderen Richtungen des Raumes muß eine Verkürzung eintreten. Tatsächlich konnte auch Alexandrow an hellen und klaren Tagen des Tifliser Sommers in den Nachmittagsstunden bei Blättern von Helianthus, Amaranthus und Atriplex Schrumpfungen der Blattfläche bis zu 20—25%

gegenüber dem Zustande der vollen Turgeszenz beobachten. Die Schrumpfungen bei den oberen Blättern waren bedeutender als bei den unteren. Messungen an Blattschnitten von Stellaria media, die in Salzlösungen gelegt wurden, führten allerdings zu dem Ergebnis, daß die Schrumpfung hauptsächlich auf Verkleinerung der Interzellularräume beruht. Während das Zellvolumen nur um 5% abnahm, verkleinerten sich die Interzellularräume um 30—35%.

Eine länger andauernde Unterbilanz zeigen die Pflanzen in der freien Natur selbst an, indem sie welken. Aber erstens wird dieses nur bei schon sehr starker Entspannung der Membranen sichtbar, zweitens ist das Welken kein für alle Pflanzen bestimmter Punkt, viele Pflanzen welken ja überhaupt nicht merklich. Um sich dennoch ein Urteil über die Wasserbilanz in der freien Natur bilden zu können, ging man deshalb dazu über, den Wassergehalt in den Blättern zu verschiedenen Tageszeiten zu bestimmen. Untersuchungen dieser Art sind von Lloyd und von Livingston und Brown in der Arizonawüste ausgeführt worden. Letztere fanden Unterschiede zwischen dem maximalen und minimalen Wassergehalt der Pflanzen bis zu 8% des Frischgewichtes. Krasnosselsky-Maximow hat in Tiflis bei Xerophyten, wie Zygophyllum und Artemisia sogar Schwankungen bis zu 20—25% des Wassergehaltes gefunden. Mesophyten verhielten sich in bezug auf den Wassergehalt im allgemeinen konstanter. Aber selbst unter den gemäßigten klimatischen Bedingungen von Petersburg zeigten auf sonnigen Stellen kultivierte Pflanzen um die Mittagszeit folgende Wasserdefizite gegenüber den Morgenstunden: Sonnenblume 28%, Kartoffel 22—26%, Impatiens parviflora 13%, Tussilago Farfara 14%, Chelidonium majus 15% und nur Alisma Plantago, in einem Sumpfe wachsend, wies kein Wasserdefizit auf. Diese Ergebnisse finden auch in der Arbeit von Iljin eine Bestätigung, zugleich geht aus ihr auch hervor, daß die Größe des Wasserdefizits von den Standortsbedingungen abhängt. Bei Plantago major z. B. betrug auf einer Wiese morgens das Wasserdefizit nur 3% und der Maximalwert war etwa 20%, in der Steppe waren es dagegen morgens 19% und der Maximalwert stieg bis auf 40%. In der Trockenzeit genügt die Nacht nicht, um die Wasserverluste am Tage vollkommen zu ersetzen. Sogar bei Sumpfpflanzen, Alisma plantago, konnte man unter diesen extremen Bedingungen in den Nachmittagsstunden Defizite bis zu 11% feststellen.

Starke Wasserverluste führen bekanntlich zum Welken der Pflanzen, aber der Zeitpunkt, wenn das Welken eintritt, ist im Einzelnen sehr verschieden. Bei Schattenpflanzen tritt schon

deutliches Welken ein, wenn der Wassergehalt kaum eine Abnahme zeigt. Maximow beobachtete dieses Verhalten bei Impatiens parviflora, Knight bei Eupatorium adenophorum, Fuchsia und Abutilon. Die Zellwände scheinen hier so wenig gedehnt zu sein, daß die geringste Volumabnahme der Zellen durch Wasserverlust schon zu völliger Entspannung der Membranen und Erschlaffung der Pflanzen führt. Andere Pflanzen dagegen, wie Sonnenblume und Atriplex hortensis, zeigen beim Eintritt des Welkens sehr erhebliche Wasserdefizite, die noch etwas höher als die normalen Wasserdefizite um die Mittagszeit liegen. Dabei sind die Wassergehaltsabnahmen bei den unteren Blättern beträchtlicher als bei den oberen. Die unteren Blätter werden im allgemeinen immer früher entleert, das Wasser wandert zu den jüngeren Blättern. Diese Wasserverschiebung von den älteren zu den jüngeren Teilen scheint eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung zu sein und ist von Pringsheim bei Sukkulenten untersucht worden. Die jüngsten Teile des Vegetationspunktes bleiben noch frisch, wenn alle Blätter abgestorben sind. Verständlich wird dieses Verhalten, wenn wir berücksichtigen, daß wachsende Teile stets eine starke Saugkrafterhöhung aufweisen (Ursprung und Blum) und somit das Wasser den anderen Teilen absaugen können.

So sehen wir denn, daß die Wasserverhältnisse der Pflanzen ganz außerordentlich großen Schwankungen unterworfen sind. Diese wiederholen sich entweder jeden Tag, wobei je nach den ökologischen Verhältnissen ihre Amplitude sehr verschieden groß ist, oder sie erstrecken sich außerdem noch auf eine ganze Vegetationsperiode. Bei Bäumen zeigen sich z. B. solche gesetzmäßige Wassergehaltsschwankungen im Laufe der Jahreszeiten.

Diese Änderungen im Wassergehalt können nicht ohne Einfluß auf die verschiedenen Lebensfunktionen bleiben. Zur genaueren Besprechung dieser Fragen wollen wir jetzt übergehen.

Literaturverzeichnis.

Alexandrow, W. (1922) l. c.
— Über die Zusammenziehung der Blattfläche der krautigen Pflanzen (Bull. de l'Univ. de Tiflis 1923).
Bachmann, F. (1922) l. c.
Iljin, W. S, Der Einfluß des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanze (Flora N. F. 116, 359, 1923).
Knight, R. C. (1922) l. c.
Livingston, B. E. (1912) l. c.
Lloyd, Fr., (1912) l. c.
Maximow, N. A. and Krasnosselsky-Maximow, T. A., Wilting of plants in its connection with drought resistance (Journ. of Ecology 12, 95, 1924).
Montfort, C., Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser (Zeitschr. f. Bot. 14, 97, 1922).

Pringsheim, E., Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 43, 89, 1906).
Ursprung, A. und Blum, G. (1924) l. c.
— — Über die periodischen Schwankungen des osmotischen Wertes (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 34, 105, 1916).

12. Die Bedeutung der Wasserverhältnisse für die Lebensfunktionen der Pflanze.

Über die Bedeutung des Wassers für das Leben der Pflanzen haben wir bereits am Anfang einiges gesagt. Wir werden jetzt, wo wir den Wasserhaushalt kennen gelernt haben, nochmals auf diese Fragen zurückkommen müssen. Wir sahen, daß die Pflanze sehr verschwenderisch mit Wasser umgeht, daß sie nur einen geringen Teil des Wassers, das sie durchströmt, zum Wachstum und zum Aufbau ihres Organismus verbraucht. Der größte Teil wird an die Atmosphäre abgegeben. Die Bedeutung dieser starken Wasserdurchströmung hat man meist in dem Stofftransport von den Wurzeln zu den oberen Teilen gesehen. Wäre diese Ansicht allein richtig, so müßten alle Lebensfunktionen der Pflanze um so intensiver sein, je stärker die Wasserdurchströmung ist. Dieses braucht nun keineswegs der Fall zu sein.

Man findet im Zusammenhang mit diesen Fragen in der Literatur häufig erörtert, ob wir die Transpiration als notwendiges Übel oder als eine nützliche Anpassung anzusehen haben. Es ist merkwürdig, daß man diese Frage stets im prinzipiellen Sinne zu lösen versucht. Daß die Transpiration nicht so einfache Beziehungen zu den anderen Lebensfunktionen zeigt, sieht man schon daraus, daß sie kein Maß für das Wachstum darbietet. Man hat öfters den Wasserverbrauch einer Pflanze berechnet, der zur Bildung von einem Teile Trockensubstanz benötigt wird, d. h. das Verhältnis der während der Vegetationszeit transpirierten Wassermenge zur Trockensubstanz des Ernteertrages (Briggs und Schantz) oder umgekehrt das Verhältnis der gebildeten Trockensubstanz zu der während der Vegetationszeit verbrauchten Wassermenge — die sogenannte Produktivität der Transpiration (Maximow, Alexandrow). Es hat sich aber gezeigt, daß diese Verhältnisse je nach den äußeren Bedingungen sehr stark variieren. Beschattung, die eine Assimilationshemmung nach sich zieht, ruft eine Steigerung des Wasserverbrauches hervor. Dasselbe tritt sowohl bei einem Zuviel an Bodenwasser, wie auch bei einem Zuwenig ein. Ebenso hat eine verstärkte Transpiration in trockener Luft niemals eine entsprechende Steigerung der Trockensubstanzbildung zur Folge. Es kommt eben bei der Pflanze nicht nur auf die sie durchströmende Wassermenge an, sondern vor allen Dingen auf

den Zustand, in dem sich die Pflanze in bezug auf die Wassersättigung befindet. Leidet die Pflanze Wassermangel, so wird der Schaden der Transpiration den Nutzen bei Weitem übertreffen. Steht aber der Pflanze genügend Wasser zur Verfügung, dann kann eine stärkere Transpiration, die keine Herabsetzung des Sättigungszustandes der Pflanze hervorruft, durch Anregung der verschiedenen Stoffwechselvorgänge entschieden von Nutzen sein.

Wir können das Wasser in dieser Hinsicht etwa mit der Wärme vergleichen. Auch bei dieser ist der Wärmezustand eines Körpers, d. h. seine Temperatur, meist wichtiger als die Wärmemenge, die zur Verfügung steht. Daß trotzdem häufig ein gewisser Parallelismus zwischen Wasserdurchströmung und Entwicklung der Pflanze bestehen kann, ist weiter nicht merkwürdig. Je wassergesättigter eine Pflanze ist, desto stärker ist meist auch unter sonst gleichen Bedingungen die Transpiration und die Wasserdurchströmung. Eine starke Verringerung des Wassergehalts dagegen hat meist auch eine Herabsetzung der Transpiration und Wasserdurchströmung zur Folge. Unter ungleichen äußeren Verhältnissen braucht jedoch dieser Parallelismus durchaus nicht zu bestehen.

Wie können wir aber den Sättigungsgrad in bezug auf das Wasser bei einer Pflanze oder besser, bei verschiedenen Pflanzen beurteilen? Was für eine Abhängigkeit besteht zwischen ihm und der Intensität der Lebensfunktionen der Pflanze? Es sind Fragen, die kaum noch aufgeworfen sind, und eine endgültige Beantwortung ist heute nicht möglich. Trotzdem scheint es mir wichtig, auf sie hinzuweisen und das zusammenzustellen, was bisher darüber bekannt ist. Erst von diesem Gesichtspunkt aus ist der Wasserhaushalt einer Pflanze ganz verständlich. Die ungeheure Verschwendung des Wassers, ist z. T. jedenfalls die Folge von dem Bestreben der Pflanze, ihren Organismus möglichst wassergesättigt zu erhalten, und da infolgedessen stets ein Potentialgefälle zu der meist nicht wassergesättigten Atmosphäre entsteht, so muß notwendigerweise bei dem Gasaustausch, der mit der Außenluft stets unterhalten wird, auch ein Wasserverlust eintreten. Diese Tatsachen sind nicht neu. Immerhin sind die Grenzen, innerhalb deren die Sättigung bei einer Pflanze schwanken darf, und die engeren Beziehungen, die zu den verschiedenen Funktionen bestehen, noch nicht genauer behandelt worden.

Schwankungen im Sättigungsgrade müssen stets bei ein und derselben Pflanze mit Schwankungen des Wassergehalts verknüpft sein. Der Wassergehalt kann uns also als Maß des Zustandes einer Pflanze in bezug auf das Wasser dienen. Trotzdem haben solche Zahlen nur geringen Wert. Der Wassergehalt in

Prozenten ausgedrückt, kann ja bei ein und derselben Pflanze bei den verschiedenen Organen, wie Blättern, Stengeln, Früchten, großen Schwankungen unterworfen sein. Beim Vergleich von verschiedenen Pflanzen versagt dieses Maß vollkommen. Ist eine sukkulente Pflanze, die 20% ihres Wassergehaltes abgegeben hat, weiter vom Sättigungsgrade entfernt als ein Farnblatt nach Verlust von 10%? Es scheint mir fraglich zu sein, denn im ersten Fall handelt es sich zum größten Teile um Reservewasser. Von diesem wird ein großer Teil verloren gehen können, ohne daß die Lebensfunktionen merklich gehemmt werden. Bei hygromorphen Pflanzen dagegen sahen wir, daß ein Verlust von nur 1% schon Welken hervorrufen kann. Als Maß für den Zustand, in dem sich das Wasser in Lösungen oder Quellkörpern befindet, haben wir die Saugkraft oder die relative Dampfspannung kennen gelernt. Auch bei den Pflanzen scheint es mir am richtigsten zu sein, ähnliche Begriffe zu Grunde zu legen.

Daß die Wasserverhältnisse der Pflanze für das Wachstum von höchster Bedeutung sind, ist schon lange bekannt. Wie aber im Einzelnen diese Beziehungen zu erklären sind, steht noch nicht fest. Man hatte früher geglaubt, daß der Turgor beim Wachstum eine große Rolle spielt, daß die Verteilung des Wachstums in der Wachstumszone parallel mit der Verteilung des Turgordruckes geht. Genauere Untersuchungen haben aber dieses nicht bestätigt. Ursprung und Blum haben vor kurzem nochmals die Untersuchung dieser Frage aufgenommen und sie fanden, daß weder für den osmotischen Wert der Zellen noch für den Turgordruck die vermuteten, gesetzmäßigen Beziehungen zu der Wachstumsintensität bestehen. Im Gegenteil, das Wachstumsmaximum fällt mit einem Turgorminimum und einem Saugkraftmaximum der Zelle zusammen. Bei Annahme eines Intussuszeptionswachstums ist diese Tatsache als sekundäre Erscheinung auch ohne weiteres verständlich. Bei mehr oder weniger gleichem osmotischem Wert muß die Membranspannung an den Stellen, wo neue Teile in sie eingelagert werden, abnehmen, da aber die Membranspannung stets gleich dem Turgor ist, so wird auch dieser hier ein Minimum aufweisen. Aus der Gleichung für die Saugkraft der Zelle wissen wir aber, daß bei gleicher Saugkraft des Zellinhaltes einem Turgorminimum ein Saugkraftmaximum entspricht. Dieses Saugkraftmaximum bleibt erhalten und kann sich nicht durch Wasserentzug aus den Nachbarzellen ausgleichen, weil in der Wachstumsregion mit dem Wachstum ja auch eine ständige Volumvergrößerung der Zellen, also auch eine ständige Wasseraufnahme stattfinden muß. Sobald die Zelle ausgewachsen ist oder das Wachstum sich verlangsamt, kann ein Ausgleich durch

Wasseraufnahme stattfinden und die Saugkraft der Zelle nimmt ab. Wodurch aber die verschiedene Wachstumsverteilung in der Wachstumszone zustande kommt, wodurch die große Wachstumsperiode bedingt wird und weshalb das Wachstum so rasch eingestellt wird, bleibt auch durch diese Befunde von Ursprung und Blum ungeklärt. Wir werden an für uns noch unbekannte Änderungen im Zustande der lebenden Substanz — des Plasmas — denken müssen.

Wir wollen jetzt das Wachstum einzelner Zellen verlassen und das Wachstum der Pflanze als Ganzes in Abhängigkeit von den Wasserverhältnissen besprechen. Was für Beziehungen bestehen zwischen dem Wachstum der Pflanze als Ganzes und ihrem Sättigungsgrade? Die Abhängigkeit des Wachstums von der Bodenfeuchtigkeit einerseits und von der Luftfeuchtigkeit andererseits ist schon wiederholt, namentlich von landwirtschaftlicher Seite her, untersucht worden. Es ist um so intensiver und die Erträge um so größer, je größer der Wassergehalt des Bodens oder der Luft unter sonst gleichen Bedingungen ist. Wenn natürlich durch zu großen Wassergehalt des Bodens die Atmung der Wurzeln leidet, oder in zu feuchter Luft eine Injektion der Interzellularen in den Blättern eintritt, wodurch der Gasaustausch sistiert wird, so kann auch das Wachstum gehemmt werden. Jedoch handelt es sich dann um sekundäre Erscheinungen, die direkt nichts mit dem Sättigungsgrad der Pflanzen zu tun haben. Wir können also im allgemeinen sagen, daß, je mehr Wasser unter sonst gleichen Bedingungen der Pflanze zur Verfügung steht, desto intensiver ist auch das Wachstum. Die näheren Beziehungen zwischen Sättigungsgrad und Wachstum können wir aber nicht feststellen, da die Kenntnis des Wassergehaltes des Bodens oder der Luft, ja sogar die Kenntnis des Wasserverbrauches der Pflanze zu diesem Zwecke nicht genügt. Wir müssen die Pflanze unter Bedingungen bringen, unter denen sie auf einem bestimmten Sättigungsgrade gehalten wird, wobei die für das Wachstum notwendige Wasseraufnahme nicht verhindert wird. Diese Bedingungen sind am leichtesten für Mikroorganismen zu verwirklichen, indem man dafür sorgt, daß sowohl das Substrat, wie auch die Luft dieselbe relative Dampfspannung haben. Dann muß auch der Organismus im Gleichgewichtszustande dieselbe Dampfspannung zeigen. Nur insoweit, als das Wachstum ja mit ständigem Wasserverbrauch verknüpft ist, wird die Dampfspannung an der Oberfläche des Organismus etwas geringer sein, um eine Wasseraufnahme, sei es aus dem Substrat, sei es aus der Luft, zu ermöglichen. Da aber dieser Wasserverbrauch nur äußerst gering ist, so wird man bei genügend großer Oberfläche, wie sie z. B. beim Pilzmycel vorliegt, die Differenz

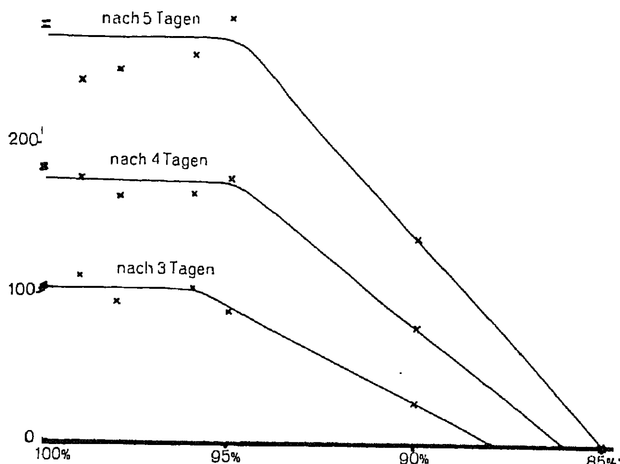
praktisch vernachlässigen dürfen. Die Versuchsanordung wird also im einfachsten Falle aus einer Hängetropfenkultur auf Gelatine über Schwefelsäure von verschiedener relativer Dampfspannung bestehen. Die Gelatine wird Wasser aus der Luft aufnehmen, bis sie dieselbe Dampfspannung wie die Schwefelsäure zeigt, und dasselbe gilt auch für den Organismus.

Versuche, die mit verschiedenen Schimmelpilzen, Hefen und Bakterien ausgeführt wurden, haben nun gezeigt, daß für jeden Organismus eine mehr oder weniger bestimmte relative Dampfspannung besteht, unter der er sich nicht mehr entwickelt oder fruktifiziert. Die Lage dieses Grenzpunktes ist bei verschiedenen Organismen sehr verschieden. Bei den niedrigsten Werten der relativen Dampfspannung, bei etwa 85%, was einer Saugkraft von etwa 220 Atmosphären entspricht, entwickeln sich, soweit bisher bekannt, nur noch Aspergillus und Penicillium, die Mucorineen und Hefen gehen noch bis 95—90% herunter, Oidium lactis — der Milchschimmel — fängt gerade noch bei 95% an auszukeimen und schließlich die Bakterien scheinen alle nur bei sehr hoher Dampfspannung von über 96% zu wachsen. Diese Tatsachen machen es ohne Weiteres verständlich, daß bei Feuchtigkeit aufnehmenden Gegenständen immer zuerst Penicillium und Aspergillus auftreten. Sind die Gegenstände dagegen von vornherein sehr wasserhaltig, so werden je nach der Beschaffenheit des Substrates sehr verschiedene Organismen zur Entwicklung kommen. Will man Gegenstände durch Trocknen konservieren, so wird man allgemein dafür sorgen müssen, daß die relative Dampfspannung nicht über 80% steigt. Wie hoch der Wassergehalt im einzelnen dabei ist, hat keine Bedeutung und richtet sich nach den physikalisch-chemischen Eigenschaften des Substrates. Die Grenzwerte in Prozenten des Wassergehaltes anzugeben, hat nur für einen bestimmten Körper Wert.

Die Kenntnis dieser Grenzwerte hat für die Praxis, z. B. bei der Bekämpfung von schädlichen Pilzen, eine große Bedeutung. Der so gefürchtete Hausschwamm vermag sich nur in sehr feuchter Luft zu entwickeln. Bei 95,6% relativer Dampfspannung tritt nach Falck kaum noch eine Entwicklung ein. Das Holz enthält bei dieser Dampfspannung etwa 67% des Wassers bei voller Sättigung. Sorgt man also dafür, daß die relative Dampfspannung nirgends über 95% steigt, so wird auch keine Hausschwammgefahr vorliegen.

Ist also, um das Wachstum zu ermöglichen, ein bestimmter Sättigungsgrad notwendig, so fragt es sich noch, wie sich das Wachstum innerhalb des möglichen Bereiches mit dem Sättigungsgrade ändert. Auch hier verhalten sich die einzelnen Organismen verschieden. Die Sporenkeimung ist im allgemeinen

um so mehr verzögert, je näher die relative Dampfspannung dem Grenzwert liegt. Die Verzögerung geht dabei nicht dem Sättigungsdefizit proportional, sondern steigt rascher an. Das Wachstum ist bei solchen Organismen, wie Penicillium und Aspergillus mit weitem Bereiche der Entwicklungsmöglichkeit (100%—85%) zwischen 100 und 95% nicht merklich gehemmt. Erst von 95% an beginnt eine deutliche Hemmung. Bei 90% ist die Endgröße des Mycels nicht kleiner, wie bei der höheren relativen Dampfspannung, dagegen wird die Endgröße bei 85% nicht mehr erreicht — die Kolonie bleibt dauernd zurück. Die anderen Organismen unterscheiden sich hauptsächlich dadurch, daß der Abschnitt der Wachstumskurven, bei dem noch keine

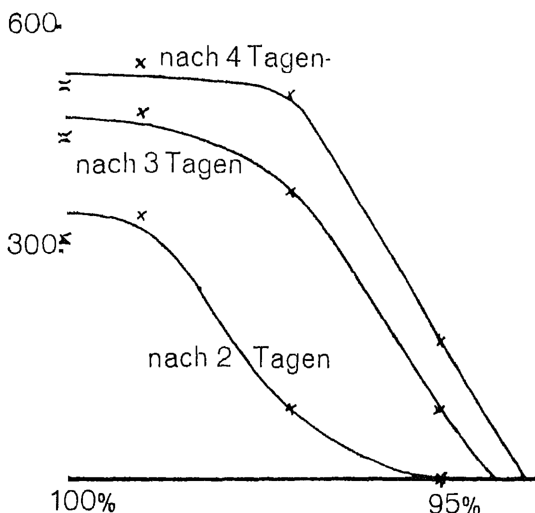


Figur 18. Wachstumskurve von Aspergillus glaucus in Abhängigkeit von der relativen Dampfspannung. Ordinate-Durchmesser der Kolonie; Abszisse-relative Dampfspannung.

Hemmung sichtbar ist, entsprechend dem immer enger werdenden Bereich der Wachstumsmöglichkeit sich verkürzt, um schließlich bei Oidium und den Bakterien vollkommen zu verschwinden, wobei das Wachstum sofort von 100% an abfällt. Die Fruktifikation hört im allgemeinen bei abnehmender Dampfspannung schon früher auf als das Wachstum (s. Fig. 18, 19 und 20).

Anstatt die Organismen in einem Raum mit bestimmter relativer Dampfspannung zu halten, könnten wir die Kulturen in verschieden konzentrierte Lösungen bringen. Auch dadurch wird die Saugkraft des Organismus einen bestimmten Wert annehmen. Im allgemeinen ist aber dieser Weg nicht gangbar. Die Semipermeabilität des Plasmas ist keine so vollkommene, daß ein Eindringen der Stoffe nicht stattfände. Die verschiedenen Stoffe üben aber spezifische chemische Wirkungen aus, so daß isosmotische

Lösungen verschiedener Stoffe nicht gleich wirken. Sieht man von diesen Nebenerscheinungen ab, so wird das Verhalten in



Figur 19. Durchmesser der Kolonie von Phycomyces nitens bei verschiedenen relativen Dampfspannungen.

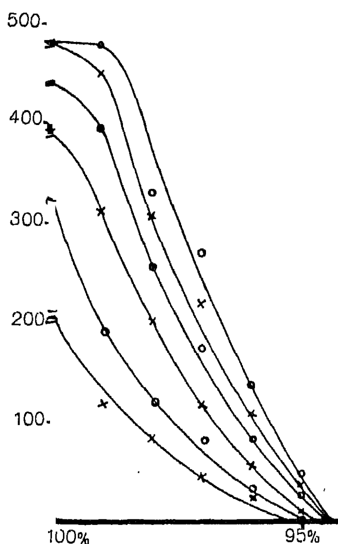


Fig. 20. Oidium lactis; Durchmesser der Kolonie an aufeinanderfolgenden Tagen bei verschiedenen relativen Dampfspannungen.

konzentrierten Lösungen und bei niederen relativen Dampfspannungen sehr viel gemeinsame Züge aufweisen.

Viel interessanter wäre es für uns, Näheres über die Verhältnisse bei höheren Pflanzen zu erfahren, aber leider liegen hier noch so gut wie keine Angaben vor. Für das Keimen der Pollenkörner hat Walderdorff die Grenzwerte bei verschiedenen Pflanzen bestimmt. Sie lagen im Mittel bei etwa 98%, der niedrigste Wert bei etwa 96% relativer Dampfspannung. Die Keimung der Samen geht in feuchter Luft nur sehr schwer vor sich, da die Wasseraufnahme erschwert ist. Bei 100% keimen noch viele Samen, bei 99% dagegen tritt die Keimung von Erbsen und Lepidium-Samen schon schwerer ein. Was schließlich das Wachstum anbelangt, so kann man aus einem Versuch mit Erbsen- und Lepidium-Keimlingen in feuchter Luft und in Zuckerlösungen den Schluß ziehen, daß der Grenzwert bei etwa 98—97% liegt, wobei die Wachstumskurve von 100% an sofort steil abfällt. Ob nicht für andere Pflanzen diese Grenzwerte wesentlich niedriger liegen werden, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Wie haben wir uns nun im Einzelnen diese Wachstumsbeeinflussung durch den Sättigungsgrad vorzustellen? Man wird in erster Linie geneigt sein, eine erschwerte Wasseraufnahme und Wassermangel dafür verantwortlich zu machen. Aber gegen diese Annahme spricht erstens schon der komplizierte Verlauf der Wachstumskurve in Abhängigkeit von der relativen Dampfspannung, zweitens die Erscheinung der Turgorregulation. Es ist eine bekannte Tatsache, daß nach Übertragung einer Zelle in höhere Konzentrationen zuerst eine Entspannung der Membran eintritt. Bei längerem Verweilen in dieser Konzentration, dagegen tritt, wenn sie nicht schädlich ist, meist eine Turgorregulation ein. Der frühere Turgor wird durch entsprechende Konzentrationserhöhung des Zellsaftes wiederhergestellt. Findet aber eine Saugkrafterhöhung des Zellinhaltes statt, die der Saugkrafterhöhung des Außenmediums entspricht, so ist nicht einzusehen, warum bei höherer Konzentration die Wasseraufnahme irgendwie erschwert sein sollte. Solch eine Turgorregulation findet bei unseren Schimmelpilzversuchen sicher satt. Bei 85% relativer Dampfspannung sind die Zellen noch nicht plasmolysiert, folglich beträgt die $S_{\text{-Zellsaft}}$ mindestens 220 Atmosphären. Bei einer relativen Dampfspannung von 100% dürfte sie wesentlich niedriger sein, da sonst die Zellen platzen müßten. Auch bei höheren Pflanzen dürfte die $S_{\text{-Zellsaft}}$ bei 97% relativer Dampfspannung, was einer Saugkraft von 40 Atm. entspricht, wesentlich höher als bei Pflanzen im Wasser sein. Eine sehr rasche Anpassung des osmotischen Wertes bei Grenzplasmolyse an die äußeren Bedingungen fand auch Pringsheim bei Pflanzen, die trocken gehalten wurden. Wenn, wie wiederholt behauptet wird, sogar eine Überregulation statt-

findet, so müßte die Wasseraufnahme sogar erleichtert werden, jedenfalls kein Wassermangel herrschen. Man könnte in diesem Falle die Ursache der Wachstumshemmung in der Konzentrationserhöhung des Zellsaftes suchen, aber auch hier wird man nur schwer einen Zusammenhang finden. Dagegen scheint mir eine andere Erklärungsmöglichkeit durchaus annehmbar zu sein.

Wir hatten im Kapitel 4 bereits ausgeführt, daß die Saugkraft des Plasmas im Gleichgewicht mit der Saugkraft des Zellsaftes steht. Eine Erhöhung der letzteren muß notwendigerweise auch eine entsprechende Erhöhung der ersteren nach sich ziehen. Eine Saugkrafterhöhung des Plasmas kommt einer Entquellung desselben gleich. Da aber das Plasma der eigentliche Sitz der verschiedenen chemischen Vorgänge ist, die letzten Endes zur Membranbildung führen, so wird das Wachstum stets vom Zustand des Plasmas abhängen. Wir wissen aber, daß eine Entquellung bei den verschiedenen Quellkörpern stets mit einer Änderung der verschiedensten physikalisch-chemischen Eigenschaften verknüpft ist und es liegt nichts der Annahme im Wege, daß gerade diese Entquellung auch für die Wachstumshemmung verantwortlich zu machen ist.

Zu Gunsten dieser Annahme lassen sich noch einige andere Tatsachen anführen. Licht und Trockenheit wirken vielfach im gleichen Sinne hemmend auf das Wachstum ein. Auch die morphologischen Veränderungen sind vielfach ähnlich. Es ist nun interessant festzustellen, daß Licht ebenso wie Trockenheit eine Erhöhung des osmotischen Wertes in den Zellen hervorruft, wodurch also ebenfalls eine Entquellung des Plasmas hervorgerufen werden muß. Der Parallelismus zwischen Erhöhung des osmotischen Wertes bei Elodea durch Lichtwirkung und der entsprechenden Zuwachsabnahme geht aus folgender Tabelle von Bächer hervor:

Lichtwirkung. Elodea canadensis. Osmotischer Wert in Mol. Rohrzucker, Zuwachs in 8 Tagen in cm. Lichtintensität nach Vouk.

Lichtintensität	Osmot. Wert	Zuwachs
Verdunkelt	0,30	3,5
0,00085	0,33	2,5
0,00257	0,34	2,0
0,00770	0,36	1,2
0,02570	0,39	0,5

Bächer erwähnt auch, daß nach Copeland bei den etiolierten Pflanzen nur dann der osmotische Wert sinken soll, wenn sie im Dunkeln rascher wachsen. Ist das Wachstum dagegen verlangsamt, so verändert sich der osmotische Wert nicht, oder er wird erhöht. Es besteht also in diesem Falle ein weitgehender Parallelismus, nur muß nach unserer Ansicht das Kausalverhältnis umgekehrt sein.

Auch bei der Temperaturwirkung sind die Beziehungen zwischen Wachstum und osmotischem Wert auffallend; das Wachstumsoptimum fällt mit dem Minimum des osmotischen Wertes zusammen. Über dem Optimum ist allerdings das Wachstum sofort gleich Null, während der osmotische Wert nur wenig steigt. Diese auffallenden Beziehungen lassen vermuten, daß auch hier die Plasmaquellung eine gewisse Rolle spielt.

Temperaturwirkung. Elodea canadensis. Osmotischer Wert in Mol. Rohrzucker, Zuwachs in 2 Tagen in cm.

	Sproß I.		Sproß II.	
Temperatur	Osmot. Wert	Zuwachs	Osmot. Wert	Zuwachs
8	0,40		0,40	
15	0,38	0,3	0,38	0,3
20	0,357	0,3	0,36	0,8
25	0,33	0,6	0,34	0,8
30	0,32	0 8	0,31	1,1
34	**0,293**	**1,2**	**0,28**	**1,4**
37	0,313	0	0,31	0
39	0,33	0	0,32	0

Andere äußere Faktoren wie Bodenfeuchtigkeit und Wind wirken stets durch Änderung des Wassergehaltes und rufen nur sekundär eine entsprechende Wachstumsänderung hervor.

Aus diesen Beobachtungen scheint hervorzugehen, daß ganz geringe Änderungen im Quellungszustande des Plasma schon große Ausschläge in der Wachstumsintensität bedingen können. Da wir aber vorhin sahen, daß am Tage meist Unterbilanz herrscht, somit ein Wasserverlust eintritt, so fragt es sich ob nicht diese Verluste schon genügen um eine merkliche Wachstumshemmung am Tage, namentlich um die Mittagsstunden herum zu bedingen. Daß welke Pflanzen ihr Wachstum einstellen, ist bekannt. Im allgemeinen wird bei Tag und Nacht solch eine komplizierte Änderung der Außenfaktoren eintreten, daß eine einwandfreie Feststellung, ob tatsächlich in der freien Natur Wachstumshemmungen durch Wasserverlust normalerweise um die Mittagszeit auftreten nur schwer gelingen wird.

Sehen wir uns in der Literatur nach entsprechenden Angaben um, so finden wir bei Burgerstein folgende Stelle (II. S. 164): „Lloyd fand bei Erigeron nudum, daß Transpirationsgröße und Wachstum im umgekehrten Verhältnis zueinander standen, indem höhere Wasserverluste mit einer Wachstumsminderung verbunden waren. Neuere Untersuchungen zeigten: In den frühen Morgenstunden bis etwa 8 a. m. steigt der Zuwachs langsam an und fällt dann zu einem geringen Wert in der Zeit, in welcher die Transpiration rapid ansteigt, worauf mit Einschränkung der Transpiration nach Mittag die Zuwächse rasch zunehmen und sich mit Schwankungen bis abends erhalten. Der Autor schließt daraus, daß der dominierende Faktor im Wachstumsmechanismus die „water balance" des wachsenden Teiles ist."

Auch die Untersuchungen an Baumwollpflanzen von Lloyd führen zu dem Ergebnis, daß selbst unter verhältnismäßig günstigen Bedingungen kein Wachstum während des größten Teiles des Tages stattfindet. Die Wassergehaltsabnahmen der Blätter während des Tages betragen dabei etwa 7—15%.

Kraus untersuchte verschiedene Bäume in den Tropen und fand, daß dort die Schwellungsperiode im Laufe des Tages genau ebenso ausgeprägt ist wie bei uns, zugleich untersuchte er das Wachstum von Bambusa-Stengeln und fand, daß mit einer Ausnahme das Wachstum nachts immer intensiver ist als tags. Im Mittel ergibt sich ein Verhältnis des ersteren zu letzterem wie 1,8 : 1,0. Ebenso findet auch Illick, daß 67% des Wachstums der Bäume auf die Nacht und nur 33% auf den Tag entfallen. Das stärkste Wachstum ist spät in der Nacht zu beobachten, das schwächste in den Nachmittagsstunden an klaren Tagen, also zu einer Zeit, wo auch das Wasserdefizit, die größten Werte erreichen muß. Natürlich wird man einen Teil der Wachstumshemmung am Tage auf die Lichtwirkung zurückführen müssen. Aber es fragt sich, ob nicht auch diese auf einer Plasmaentquellung beruht. Jedenfalls wird man zugeben müssen, daß die Beziehungen, die zwischen Wachstumsintensität und Wassergehalt der Pflanze bestehen, außerordentlich auffallend sind.

Es fragt sich, wie verhalten sich die anderen Lebensfunktionen, wie Atmung und Assimilation, bei Änderungen der Plasmaquellung. Daß ein bestimmter Wassergehalt auch für die Atmung notwendig ist, wissen wir aus der Tatsache, daß bei trockenen Samen sich das Leben in einem latentem Zustande befindet. Mit der Wasseraufnahme und Quellung der Samen geht dann auch eine zuerst allmähliche, dann plötzliche Steigerung der Atmung vor sich. Kolkwitz gibt für Gerstenkörner folgende Zahlen an: pro kg werden an CO_2 in 24 Stunden abgegeben bei einem Wassergehalt von 10—12% 0,3—0,4 mg, bei 14—15% 1,3—1,5 mg, dann steigt die Atmung rapide und beträgt bei 33% Wassergehalt schon 2000 mg = 2 g CO_2. Genauer hat die Abhängigkeit der Atmung vom Quellungszustand noch Jauerka untersucht.

In neuerer Zeit hat auch Iljin die Atmungsintensität in Abhängigkeit vom Wassergehalt bestimmt. Er nimmt reifende Ähren von Triticum und findet mit zunehmender Reife und abnehmendem Wassergehalt eine rasche Abnahme der Atmungsintensität.

Wassergehalt auf 100 g Trockensubstanz	203	116	118	100	86	57	45	35	30
Verhältnis der CO_2-Ausscheidung auf Trockensubstanz berechnet	63.4	33.1	32.3	21.0	21.0	9.7	5.6	3.1	[illegible]

In scheinbaren Gegensatz zu diesen Befunden stehen die Versuche von Iljin an welken Pflanzen. Er fand hier mit zunehmender Wasserabnahme nicht nur keine Verringerung der Atmung, sondern in vielen Fällen sogar eine starke Steigerung bis zu 60 %.

Hierbei muß man aber berücksichtigen, daß starkes Welken bei vielen Pflanzen eine merkliche Schädigung nach sich zieht. Die Wasserverluste betrugen bei Iljin in einzelnen Fällen bis zu 60%, und es ist kaum anzunehmen, daß die Pflanzen solche Verluste auf die Dauer ohne abzusterben aushalten können. Wir wissen aber, daß Schädigungen, wie z. B. Verwundungen, Einwirkungen von Giften, sehr häufig mit einer Steigerung der Dissimilationsprozesse Hand in Hand gehen. Die Atmungssteigerung nach starkem Welken haben wir deshalb als pathologischen Vorgang anzusehen, der bei längerer Dauer zum Tode führen würde. Mit dieser Ansicht stimmt es auch überein, daß die Atmungssteigerung hauptsächlich bei Pflanzen feuchter Standorte eintrat, bei typischen Steppenpflanzen dagegen ausblieb. Es trat im Gegenteil bei diesen eine Abnahme der Atmungsintensität ein.

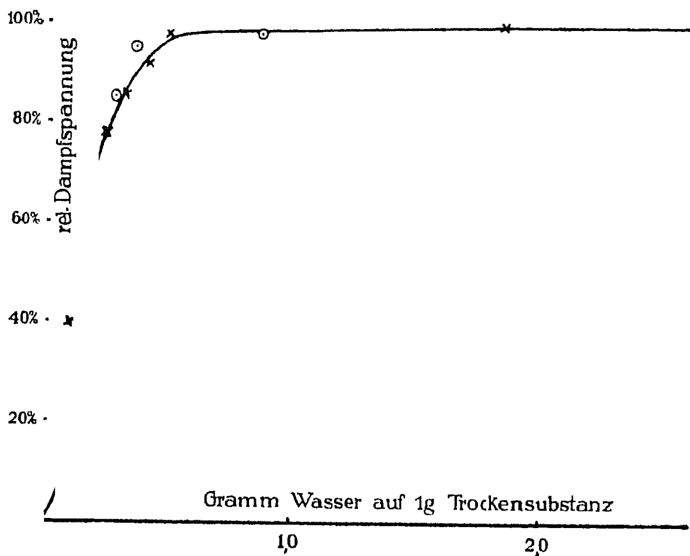
Bei Centaurea Scabiosa z. B. wurde in einem Versuch ein Verhältnis der Atmungsintensität von frischen Blättern zu verwelkten bei einem Wasserverlust von 29% wie 1,00:0,98, bei 41% wie 1,00:0,84 und bei 52% wie 1,00:0,85 gefunden. Ähnlich verhielten sich Salvia silvestris, Statice Gmelini und Phlomis pungens.

Maximow hat aber darauf hingewiesen, daß bei diesen Pflanzen täglich erhebliche Wasserschwankungen ein ganz normaler Vorgang sind, und wir haben deshalb allen Grund zur Annahme, daß das Welken keine, oder nur eine unbedeutende Schädigung nach sich zieht.

Wir werden deshalb am meisten Zutrauen zu Versuchen haben, die mit Pflanzen ausgeführt sind, die nicht nur starkes Welken, sondern auch ein Austrocknen vertragen. Das sind z. B. die Moose, mit denen Mayer und Plantefol einige Versuche ausführten. Berechnet man hier die Atmungsintensität auf ein Gramm Frischgewicht, so scheint es, als wenn bei einem Wassergehalt von 50—60% ein Atmungsoptimum liegt, da aber bei der Atmung doch nur die Trockensubstanz und nicht das Wasser als solches mitbeteiligt ist, so scheint es mir richtiger, die Atmungsintensität auf 1 g Trockensubstanz zu berechnen. In diesem Falle sieht man, daß mit steigendem Wassergehalt die Atmung ständig zunimmt:

	Versuch I					Versuch II				
Wassergehalt in %	24,1	40,2	55	71,6	82,7	18	26,1	46,8	60,5	81,2
Atmung	0.026	0.095	0.153	0.216	0.235	0.008	0.036	0.185	0.299	0.299

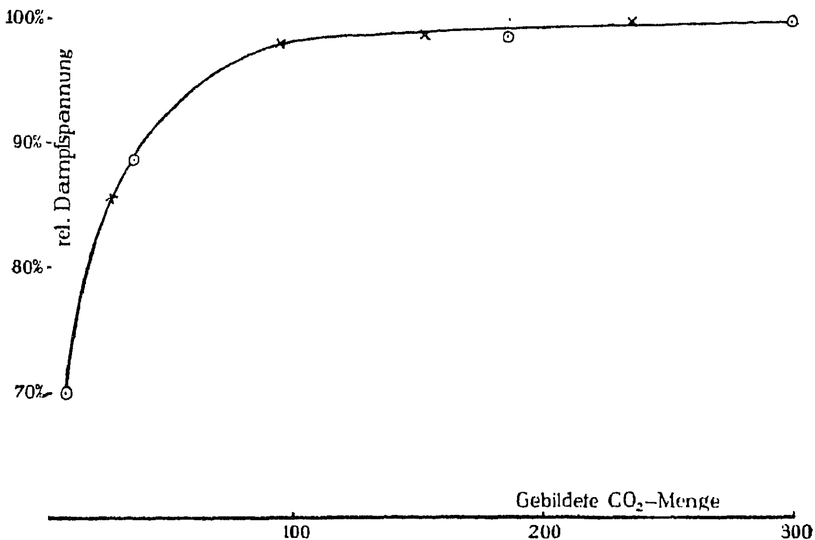
Bei allen diesen Versuchen ist es mißlich, daß stets der Wassergehalt und nicht die relative Dampfspannung angegeben werden. Wir können deshalb die einzelnen Versuche gar nicht miteinander vergleichen. Es wurde deshalb versucht, für dasselbe Moos (Hypnum triquetrum) die Abhängigkeit des Wassergehaltes von der relativen Dampfspannung zu bestimmen. Der Versuch war gerade beendet, als eine neue Arbeit von Mayer und Plantefol erschien, in der sie die Beziehungen des Wassergehaltes zur absoluten Dampfspannung feststellten. Diese Zahlen wurden auf die relative Dampfspannung umgerechnet und zusammen mit den selbst bestimmten graphisch auf Fig. 21 dargestellt.



Figur 21. Abhängigkeit des Wassergehaltes der Moose von der relativen Dampfspannung. × Werte aus den Versuchen von Mayer u. Plantefol berechnet. ⊙ selbst bestimmte (der Wert für 100% liegt außerhalb der Figur.)

	Berechnet nach Mayer und Plantefol						Berechnet nach eigenen Bestimmungen			
Relative Dampfspannung in %	<42,5	78	85,5	91,5	97,5	99,5	85	95	97,5	100
Wassergehalt in %	8,9	19,8	24,2	29	33	65	21,8	26,6	46,5	79
g Wasser auf 1 g Trockensubstanz	0,098	0,25	0,32	0,41	0,49	1,85	0,28	0,36	0,87	3,76

Man sieht, daß die Übereinstimmung der beiden Versuchsreihen eine außerordentlich günstige ist. Zugleich bemerkt man, daß die so erhaltene Kurve eine typische Quellungskurve ist (vgl. mit Fig. 4). Also nicht nur das Plasma, wie bereits früher erwähnt wurde, sondern auch Moospflanzen als Ganzes verhalten sich wie typische Quellkörper. Wiederum tritt die so charakteristische starke Biegung der Kurve bei einer relativen Dampfspannung von etwa 96% hervor. Das meiste Wasser wird zwischen 100—96% leicht abgegeben, der Rest dagegen äußerst fest gehalten. Berechnen wir nun die Atmungintensität in Abhängigkeit von der relativen Dampfspannung, so tritt auch bei



Figur 22. Abhängigkeit der Atmung von der relativen Dampfspannung bei Moosen.
× Werte aus Versuch I von Mayer u. Plantefol.
⊙ Werte aus Versuch II.

dieser Kurve (Fig. 22) die charakteristische Biegung bei etwa 96% deutlich hervor. Mit der Abgabe des leicht gebundenen Wassers aus dem Plasma fällt also die Atmung auch rasch ab. Ist alles leicht gebundene Wasser verloren gegangen und nur noch das fester gebundene Wasser verblieben, so hört damit auch so ziemlich die Lebenstätigkeit auf, denn die Atmungsintensität hält sich auf verhältnismäßig niedrigen Werten. Diese Übereinstimmung beider Kurven und die stets wiederkehrende scharfe Biegung der Kurven in einem bestimmten Punkt, scheint mir ein schöner neuer Beweis für die Bedeutung der Plasmaquellung im Leben der Pflanze zu sein.

Wir wollen zum Schluß noch auf die Beziehungen, die zwischen Assimilation und Wassergehalt bestehen, eingehen. Auch hier müssen wir zwischen direkter und indirekter Wirkung des Wasserverlustes unterscheiden. Beim Welken kann ein teilweiser oder völliger Verschluß der Spaltöffnungen stattfinden. Da die Kohlensäurediffusion aber zu einem großen Teil durch die Spalten vor sich geht, so muß das schon eine Assimilationsänderung nach sich ziehen. Aus diesem Grunde arbeite Iljin mit Blättern, deren Spalten verschlossen waren. Er konnte gasometrisch eine gewisse Assimilation feststellen, die umso stärker gehemmt wurde, je größere Werte das Wasserdefizit annahm.

Genauere Angaben über die Assimilationsintensität bei verschiedenen Wassergehalten macht Brilliant. Aus der Blattlamina verschiedener Pflanzen werden symmetrische Stücke herausgeschnitten. Ein Stück läßt man auf Wasser liegen, das andere bis zu einem bestimmten Grade austrocknen. Das Wasserdefizit wird in % des Frischgewichtes berechnet, ebenso die CO_2-Aufnahme auf 100 g Frischgewicht. Ein mit Efeublättern ausgeführter Versuch ergab Folgendes:

Wasserdefizit	63—53	52—41	39—31	25—15	15—5
CO_2-Absorption	1,4	1,5	37,0	142,0	127,4

Hier zeigte sich bei etwa 20 % Wasserdefizit ein Optimum der Assimilation. Mir scheint dieses aber nur auf die Art der Berechnung zurückzuführen zu sein. Das Wasser beteiligt sich an der Assimilation zum größten Teil nicht direkt. Wenn bei geringen Wasserverlusten anfangs nur eine geringe Hemmung eintritt, so muß bei Berechnung auf Frischgewicht die Assimilation scheinbar steigen. Auf Trockengewicht berechnet würden die beiden letzten Zahlen gleich sein. Wir sehen also, daß anfangs bis zu Defiziten von 25% sich kaum eine Hemmung bemerkbar macht; dann bei einem Defizit von 30—40 % ist die Assimilation schon stark erniedrigt und über 40% ist sie schon praktisch gleich Null. Diese untere Grenze scheint sehr scharf ausgeprägt zu sein und liegt beim Efeu genau bei einem Wasserdefizit von 40%, wie aus folgender Versuchsserie hervorgeht:

Wasserdefizit	62,9	56,3	52,8	51,7	48,7	41,2	39,0	37,4	37,2
CO_2-Absorption	0,0	4,1	0,0	4,6	0,0	0,0	39,2	39,8	31,0

Bei hygrophileren Pflanzen, wie Impatiens parviflora, fällt die Assimilation rasch ab. Ein Optimum ist selbst bei Berechnung auf Frischgewicht nicht mehr festzustellen. Eine bedeutende Hemmung tritt schon von einem Wasserdefizit gleich 15% an ein:

Wasserdefizit	38—16 %	13—5 %
CO_2-Absorption	24,0	92

Bei jungen noch nicht ausgewachsenen Blättern von Impatiens dagegen soll ein Wasserverlust die Assimilation stark fördern. Bei Wasserdefiziten von 43—25 % ist sie fast 3 mal so stark, wie im wassergesättigten Zustande. Eine Bestätigung dieses Befundes wäre erwünscht.

Wenn im Gegensatz dazu Willstätter und Stoll bei Pelargonium peltatum fanden, daß ein Wasserverlust bis zu 30% des Frischgewichtes ohne Einfluß auf die Assimilation blieb, so ist das wohl aus besonderen Verhältnissen bei dieser Pflanze zu erklären. Denn Dastur macht darauf aufmerksam, daß das Fehlen einer Proportionalität zwischen Assimilationsintensität und Chlorophyllgehalt bei Blättern in verschiedenen Entwicklungsstadien und zu verschiedenen Jahreszeiten bei den Versuchen von Willstätter und Stoll, zum Teil wenigstens, auf den verschiedenen Wassergehalt der Blätter zurückzuführen ist.

Schon Kreußler hat die Bedeutung des Wassergehalts für die Assimilation richtig gewürdigt, wie aus folgenden Worten hervorgeht (1887) S. 749: „Der Wassergehalt der Pflanze, als der augenscheinlich zumeist dominierende — weil schon bei geringen Schwankungen energischst eingreifende — Faktor der Assimilation, beansprucht nach allem von Seiten der Praxis nicht weniger wie für die Methoden der wissenschaftlichen Forschung die größte Beachtung, und man wird schwerlich mit der Annahme fehlgreifen, daß mancherlei unrentable Maßnahmen des ausübenden Landwirts, mancherlei Widersprüche der experimentierenden Forscher sich lediglich aus der Vernachlässigung einer im Grunde trivialen, in ihrer vollen Tragweite aber noch kaum nach Gebühr gewürdigten Tatsache herleiten."

Damit wären wir am Schlusse unserer Betrachtungen angelangt. Wir sahen daß der Wasserhaushalt der Pflanze nicht nur für die Beschaffung des notwendigen Wassers von Wichtigkeit ist. Der Wasserhaushalt greift vielmehr in die gesamten Stoffwechselvorgänge der Pflanzen ein. Ein bestimmter Zustand der lebenden Substanz in bezug auf das Wasser ist für die Pflanze ebenso wichtig wie ein bestimmter Temperaturzustand. Sinkt der Sättigungsgrad einer Pflanze zu weit herab, so hören die einzelnen Lebensfunktionen auf und sinkt er noch weiter, so kann der Tod der Pflanze eintreten. Wie es eine Kältestarre gibt, so gibt es auch eine Trockenstarre, und wie sich die Pflanzen verschiedenen Temperaturen anpassen, so bevorzugen sie auch meist bestimmte Wasserverhältnisse; und ebenso wie einige Pflanzen vorübergehende Kälte vertragen, andere dagegen nicht, so können auch bestimmte Pflanzen austrocknen und leben nach Befeuchten wieder auf, andere dagegen sterben bei größeren oder geringeren Wasserverlusten ab. In einem können wir aber einen Unterschied feststellen: für die Tempera-

tur gibt es eine obere Grenze, über die kein Leben möglich ist, für das Wasser dagegen gibt es eine obere Grenze nicht, nur eine untere Grenze ist vorhanden, die etwa bei einer relativen Dampfspannung von 80% liegt. Sekundär können allerdings auch bei anhaltender großer Feuchtigkeit bei vielen Pflanzen pathologische Vorgänge eintreten.

Literaturverzeichnis.

Alexandrow, W., Über die Produktivität der Transpiration (Arb. d. Bot. Gartens Tiflis Ser. **2**, 1, 1920, russisch).
Bächer, I, Über die Abhängigkeit des osmot. Wertes von einigen Außenfaktoren (Beih. z. Bot. Zentralbl. **37**, 63, 1920).
Briggs, L. J., und Schantz, H. L., The water requirement of plants I und II (U. S. Department of Agriculture, Bureau of plant industry Nr. **284** bis 285, 1913).
— — Relative water requirement of plants (Journ. of Agricul. Research **3**, 1, 1914).
Brilliant, B., La teneur en eau dans les feuilles et l'énergie assimilatrice (Compt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **178**, 2122, 1924).
Burgerstein, A., II (1920) l. c.
Dastur, R. H. Water content a factor in photosynthesis (Ann. of Bot. **38**, 779, 1924).
Falck, R. Die Merulius-Fäule des Bauholzes (Hausschwammforschungen Heft 6. 1912.).
Iljin, W. S., Einfluß des Welkens auf die Atmung der Pflanzen (Flora N. F. **116**, 379, 1923).
— W. S. (1923) l. c.
Illick, Pensilvania trees 1923.
Jauerka, O., Die ersten Stadien der Kohlensäureausscheidungen bei quellenden Samen. Dissertation Halle a. S. 1912.
Kolkwitz, Über die Atmung der Gerstenkörner (Blätt. f. Gersten-, Hopfen-, und Kartoffelbau 1901).
Kreußler, U., Beobachtungen über die Kohlensäure-Aufnahme und Ausgabe der Pflanzen (Landw. Jahrb. **16**, 711, 1887).
Livingston, B. E., The effect of the osmotic pressure of the medium upon the growth and reproduction of organisms 1903 (Dissertation).
Lloyd, Fr. E., Leaf water and stomatal movement in Gossypium and a method of direct visual observation of stomata in situ. (Bull. Torrey Bot. Club. **40**, 1, 1913).
Maximow, N. A., Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürreresistenz der Xerophyten (Jahrb. f. wiss. Bot **62**, 128, 1923).
Mayer, A., et Plantefol, L., Equilibre des constituants cellulaires et intensité des oxydations de la cellule. Imbibition et oxydation (Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **178** 1385, 1924).
— — Sur les échanges d'eau des mousses avec l'atmosphère (Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **179**, 204, 1924).
Pringsheim, E. (1906) l. c.
Ursprung, A., und Blum, G. (1924) l. c.
Walderdorff, M., Über Kultur von Pollenschläuchen und Pilzmycelien auf festem Substrat bei verschiedener Luftfeuchtigkeit (Bot. Arch. **6**, 84, 1924).
Walter, H., (1924) l. c.
Willstätter, R. und Stoll, A., Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure 1918.

Naturwissenschaft und Landwirtschaft

1. Heft: Merkenschlager, Dr. F., Assistent am botan. Institut der landw. Hochschule Weihenstephan
Keimungsphysiologische Probleme. Mit 8 Abb. im Text. ℳ 2.20. Subskr.-Preis ℳ 1.70.

Ein Versuch einer übersichtlichen Darstellung der zahlreichen die Keimung beeinflussenden Faktoren. Die zahlreichen hier anzuschneidenden Fragen sind von theoretischem und praktischem Interesse. Die Arbeit, die viele im Weihenstephaner botanischen Institut ausgeführte, unveröffentlichte Untersuchungen enthält, bringt manche neue Gesichtspunkte in dieses biologisch so wichtige Gebiet.

---

2. Heft: Kronacher, Dr. C., Dr. h. c., Prof. für Tierzucht und Vererbungsforschung an der Tierärztl. Hochschule Hannover
Neuzeitliche Vererbungslehre und Tierzucht. Mit 1 Abb. ℳ 1.40. Subskr.-Preis ℳ 1.10.

Eine zusammenfassende, klare und doch selbständige, auch die bedeutsamen Einzelheiten durchaus beherrschende Darstellung fehlte bisher. In Anbetracht der stark zunehmenden Bedeutung der Ergebnisse der neuzeitlichen Vererbungslehre für die Tierzüchtung ist es deshalb sehr zu begrüßen, daß der Verfasser mit seinen [illegible]en interessierten Kreisen den nötigen Überblick und neue Wege und Anregungen gibt

---

3. Heft: Rippel, Prof. Dr. A., Vorstand des Landw. Bakteriol. Instituts der Universität Göttingen
Wachstumsgesetze bei höheren und niederen Pflanzen. Mit 5 Abb. u. 34 Tabellen. ℳ 7.50. Subskr.-Preis ℳ 5.60.

Die Frage der Wachstum und Ernte bestimmenden Faktoren stand von jeher im Brennpunkt der Forschung. Eine zusammenfassende Darstellung dieser heute besonders intensiv behandelten Frage von einem Forscher, der selbst zum Ausbau dieses Kapitels beigetragen hat, wird daher weiten Kreisen willkommen sein.

---

4. Heft: Mez, Prof. Dr. Carl, Direktor des botanischen Gartens und Instituts der Universität Königsberg (Pr.)
Drei Vorträge über die Stammesgeschichte der Pflanzenwelt. Mit 1 Stammbaum d. Pflanzenreichs. ℳ 3.50. Subskr.-Preis ℳ 2.60.

In glänzender Darstellung und in dramatischer Steigerung gibt hier der als bahnbrechender Forscher auf dem Gebiete der Serodiagnostik bekannte Königsberger Gelehrte einen Abriß über Ursprung des Lebens und über die Einheitlichkeit des Tier- und Pflanzenreiches. Die Krönung einer mehr als 10jährigen Forscherarbeit ist in dem Stammbaum des Gewächsreiches zu sehen, von dem der 3. Vortrag handelt. Dieser auf der Naturforscherversammlung zu Innsbruck im September 1924 gehaltene Vortrag und die dramatische Diskussion zwischen den Führern der Entwicklungslehre wird allen Teilnehmern der Innsbrucker Tagung unvergeßlich sein, da er einen Markstein in der Entwicklung der Botanik bedeutet.

---

5. Heft: Komm, Dr. E., Assist. am Physiolog. Inst. d. Univ. Halle Vorstand d. Physiolog.-chem. Laboratoriums v. Dr. Lahmanns Sanat. Dresden — Weißer Hirsch
Eiweißbildung bei Tier und Pflanze. ℳ 5.—. Subskr.-Preis ℳ 3.75.

Wenn die Sammlung ihr Ziel einer vergleichenden Darstellung biologischer Probleme erreichen will, so kann schon in den ersten Heften eine zusammenfassende Darstellung der Eiweißbildung bei Tier und Pflanze nicht fehlen. Besonders von Abderhalden und seiner Schule ist das Eiweißproblem erfolgreich behandelt worden. Ein Schüler Abderhaldens stellt deshalb hier die Eiweiß-

Naturwissenschaft und Landwirtschaft

6. Heft: Walter, Dr. H., Privatdoz., Bot. Inst. d. Univ. Heidelberg
Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung.
Mit 22 Abb. ℳ 7.50. Subskr.-Preis ℳ 5.60.

Der Wasserhaushalt einer Pflanze wird in seiner vollen Bedeutung erst dann verständlich, wenn wir berücksichtigen, dass die Pflanze nicht nur Wasser zum Leben braucht, sondern dass auch der Zustand, in dem sie sich in bezug auf das Wasser befindet, eine ausserordentliche Rolle spielt. Die Wasserbilanz einer Pflanze bestimmt nicht nur den Wassergehalt ihrer toten Teile, sondern auch, was von besonderer Wichtigkeit ist, den Wassergehalt der lebenden Substanz — des Protoplasmas, somit auch dessen Quellungszustand. Von letzterem hängt aber der Verlauf sämtlicher Lebensfunktionen in weitgehendstem Masse ab. Dieser in der Pflanzenphysiologie wohl neue Gesichtspunkt ist soweit jetzt schon die Möglichkeit vorliegt, namentlich im letzten Abschnitt, genauer besprochen worden.

---

7. Heft: Morstatt, Dr. H., Mitglied der Biologischen Reichsanstalt in Berlin-Dahlem
Entartung, Altersschwäche und Abbau bei Kulturpflanzen, insbesondere der Kartoffel. ℳ 5.50. Subskr.-Preis ℳ 4.10.

Für den angewandten Botaniker ist die vorliegende begrifflich so klar durchgearbeitete Schrift ein unersetzlicher Führer in dem Wirrwarr, der sich um die Begriffe Entartung, Altersschwäche und Abbau entwickelt hat. Die scharfe Herausarbeitung dieser Begriffe ist ein besonderer Vorzug der Arbeit Morstatt. Kein Landwirt, insbesondere kein Züchter, kein Obst- und Gartenfreund, kurz niemand, der sich mit Pflanzenbau befaßt, wird das vorliegende Heft ohne große Förderung aus der Hand legen.

Ihre Mitarbeit haben bis jetzt zugesagt:

Schröder, Prof. Dr. H., Vorstand des bot. Instituts und des bot. Gartens der landw. Hochschule Hohenheim
Der Kreislauf des Kohlenstoffes.

Wie die Gärung, so ist auch die Assimilation ein Zentralproblem aller Lebensvorgänge. Eine neue Darstellung aller mit dem Kreislauf des Kohlenstoffes zusammenhängenden Fragen ist bei der intensiven Arbeit der Forschung auf diesem Gebiet und bei dem großen Interesse, das die Landwirtschaft diesem Zweige der Naturforschung entgegenbringt, von allgemeinem Werte.

Neuberg, Dr. C., Dr. med. h. c., Prof. der Biochemie an der landw. Hochschule und Universität Berlin-Dahlem
Gärungserscheinungen, insbesondere bei den Bakterien.

Die Gärungserscheinungen bilden ein Zentralproblem der Naturforschung. Es ist daher eine Darstellung der Gärungserscheinungen für jede Sammlung naturwissenschaftlicher Fragen eine Notwendigkeit. Da besonders die Bakteriengärungen noch weniger behandelt wurden, aber gerade die Bakteriengärungen auch praktisch sehr wichtig sind, so ist es freudig zu begrüßen, daß der Forscher, der bahnbrechend auf dem Gebiet der Gärungsfragen sich betätigt, die Bearbeitung dieses theoretisch wie praktisch so wichtigen Kapitels übernommen hat.

Gaßner, Prof. Dr. G., Botan. Institut der techn. Hochschule Braunschweig
Die wissenschaftlichen Grundlagen des Pflanzenschutzes.

Während die Literatur zahlreiche Werke über angewandten Pflanzenschutz besitzt, sind Darstellungen über die wissenschaftlichen Grundlagen des Pflanzenschutzes verhältnismäßig selten. Schon aus diesem Grunde ist eine Darstellung der wissenschaftlichen Grundlagen des Pflanzenschutzes im Rahmen der vorliegenden Sammlung geboten.

Naturwissenschaft und Landwirtschaft

Abhandlungen und Vorträge über Grundlagen und Probleme der Naturwissenschaft und Landwirtschaft

herausgegeben von

Dr. F. Boas,
Professor der Botanik an der Hochschule für Landwirtschaft und Brauerei in Weihenstephan

Dr. C. Neuberg,
Dr. med. h. c., Professor der Biochemie an der landwirtschaftlichen Hochschule und Universität Berlin.

Dr. A. Rippel,
Professor an der Universität Göttingen, Vorstand des Instituts für landwirtschaftliche Bakteriologie.



Verlag Dr. F. P. Datterer & Cie., Freising-München
1926

Naturwissenschaft und Landwirtschaft

Heft 9.

Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel

Das Xerophytenproblem in kausal-physiologischer Betrachtung

(Fortsetzung von Heft 6)

von

Dr. Heinrich Walter
Privatdozent an der Universität Heidelberg.

Mit 6 Abbildungen



Verlag Dr. F. P. Datterer & Cie., Freising-München
1926

Inhaltsverzeichnis.

Vorwort.

Der Wasserhaushalt der Pflanzen umfaßt die gesamten Beziehungen, die zwischen den Pflanzen und den Wasserverhältnissen in der Natur bestehen. In Heft 6 dieser Sammlung ist die rein physiologische Seite dieses Problems bereits besprochen worden, und wir haben dabei den Wasserhaushalt einer typischen Pflanze unter mittleren Verhältnissen kennen gelernt. Im zweiten Teile sollten die Anpassungen der Pflanzen an die extremen Wasserverhältnisse behandelt werden, d. h. die ökologische Seite des Problems.

Die Ökologie unterschied sich bis vor kurzem von der Physiologie durch die vorherrschend morphologisch-teleologische Betrachtungsweise, indem man nicht die direkte Ursache für das Zustandekommen einer Anpassung festzustellen bestrebt war, sondern nach dem Zweck oder dem Nutzen suchte, den eine Anpassung für die Pflanze besitzt. Die teleologische Einstellung ist nur im Zusammenhang mit der vorwiegend darwinistischen Auffassung des Anpassungsproblems zu verstehen. Die nützlichen Anpassungen sollen den Pflanzen einen Vorteil im Kampf ums Dasein bieten und durch die natürliche Auslese erhalten bleiben. Auf diese Weise gelingt es, ohne Kenntnis der direkten Ursachen doch das Zustandekommen und die so auffallende Zweckmäßigkeit der Anpassungserscheinungen zu erklären.

Die teleologisch eingestellte Ökologie ist in erster Linie eine beschreibende Wissenschaft. Sie stützt sich meist auf Beobachtungen in der freien Natur. Das Experiment wird nur sehr selten zu Nachprüfungen herangezogen. Deshalb sind die Ergebnisse dieses Wissenszweiges nicht als sichergestellte Tatsachen, sondern meist nur als mehr oder weniger wahrscheinliche Deutungen zu betrachten. Sie sind als eine außerordentlich wertvolle Vorarbeit anzusehen, die uns eine erste Orientierung in der Mannigfaltigkeit der Natur erlaubt. Diese Vorarbeit ist aber heutzutage so ziemlich abgeschlossen. Neue Feststellungen von prinzipieller Wichtigkeit haben wir auf diesem Gebiete nicht mehr zu erwarten. Deshalb macht sich in letzter Zeit eine gewisse Weiterentwicklung der teleologischen Ökologie zu einer experimentellen Ökologie auf rein physiologischer Grundlage bemerkbar. Sehr deutlich zeigt sich dieser Umschwung in der Arbeits- und Denkweise, wenn man die Lehrbücher von Schimper, Warming-Graebner und Neger einerseits mit dem kürzlich erschienenen Buch von Lundegardh „Klima und Boden in ihrer Wirkung auf die Pflanzenwelt" vergleicht.

Die experimentelle Ökologie hat zunächst die Aufgabe, die verschiedenen teleologischen Deutungen der Anpassungen einer

gründlichen, exakten Nachprüfung zu unterwerfen. Neuere Arbeiten auf diesem Gebiete haben nun gezeigt, daß viele Deutungen einer experimentellen Nachprüfung nicht standhalten. Namentlich gilt dies auch für die verschiedenen Anpassungen der Pflanzen an die Wasserverhältnisse. Wir befinden uns augenblicklich in der Ökologie gewissermaßen in einem Übergangsstadium. An der Richtigkeit der bisherigen Anschauungen bestehen berechtigte Zweifel; zugleich aber ist die experimentelle Richtung noch zu jung, um uns einen Überblick über die Verhältnisse von einem neuen Gesichtspunkt aus zu ermöglichen.

Unter diesen Verhältnissen sah sich Verfasser außerstande, die ursprüngliche Absicht zu verwirklichen, nämlich eine knappe Zusammenfassung der gesamten Wasserökologie der Pflanzen zu geben. Verfasser sah sich vor die Entscheidung gestellt, entweder die Anpassungen an die Wasserverhältnisse in der üblichen teleologischen Betrachtungsweise darzustellen, oder aber ein Teilgebiet herauszugreifen und es von einem neuen Gesichtspunkt aus zu behandeln. Von diesen beiden Möglichkeiten schien die letztere die reizvollere zu sein. Als solch ein Teilgebiet kam nur das Xerophytenproblem in Frage, denn nur auf diesem Gebiete liegen genügend experimentelle Arbeiten vor.

Die experimentelle Ökologie hat ihre Methoden von der Physiologie entliehen. Zugleich eröffnet sich damit auch die Möglichkeit, nicht nur die physiologischen Methoden, sondern auch die physiologische Betrachtungsweise in die Ökologie einzuführen, indem wir an die ökologischen Probleme nicht mit der teleologischen Fragestellung, sondern mit einer kausal-physiologischen, die nach den direkten Ursachen sucht, herantreten. Damit wird der Unterschied zwischen Physiologie und Ökologie verringert, und wir könnten mit Fitting von einer vergleichenden Physiologie auf pflanzengeographischer Grundlage sprechen. Da sich aber diese Richtung allmählich aus der Ökologie herausentwickelt hat, so wollen wir im Folgenden die Bezeichnung „experimentelle Ökologie“ beibehalten. Fast jede experimentelle Wissenschaft hat in ihrer Entwicklung ein mehr beschreibendes Stadium durchgemacht und ihre Methoden und Betrachtungsweise geändert, wobei nur das Untersuchungsobjekt dasselbe blieb. Der Unterschied zwischen experimenteller Ökologie und Physiologie ist vielleicht am besten so zu definieren, daß die Ökologie oder die ökologische Pflanzengeographie die Beziehungen zwischen den Pflanzen und ihrer Umgebung im Zusammenhang mit ihrem Vorkommen in der Natur untersucht, während die Physiologie die Lebensvorgänge der Pflanzen mehr oder weniger unabhängig von ihrem Vorkommen betrachtet. Der Ökologe arbeitet nach Möglichkeit unter natürlichen Bedingungen, also auch am Standort. Der Physiologe dagegen unter-

sucht die Pflanze unter möglichst vereinfachten Bedingungen im Laboratorium.

In vorliegender Abhandlung soll versucht werden, das Xerophytenproblem von dieser kausal-physiologischen Seite aus zu behandeln. Wenn auch das auf diese Weise entstandene Bild noch in vielen Fällen sehr unvollständig ist und einer genaueren experimentellen Nachprüfung bedarf, so dürfte doch vielleicht diese Betrachtungsweise zu einigen neuen Gesichtspunkten führen.

Eine kausal-physiologische Betrachtungsweise läßt sich natürlich nur bei der Annahme einer direkten Entstehung von Anpassungen durchführen. Indirekte Anpassungen entstehen zwar auch nicht ursachenlos; aber wir durchbrechen die Kausalkette doch mit solchen Begriffen wie „Kampf ums Dasein", „Zufall" und „natürliche Auslese", bei denen für eine physiologische Betrachtungsweise kein Raum bleibt.

Deshalb sah sich Verfasser auch gezwungen, bevor er zu dem eigentlichen Xerophytenproblem überging, Stellung zur Frage der direkten und indirekten Entstehung der Anpassungen zu nehmen. Ein genaueres Eingehen auf deszendenztheoretische Fragen war damit nicht beabsichtigt. Es handelt sich ja bei diesen Fragen stets mehr um die persönliche Ansicht des Einzelnen, und es sollte deshalb nur die prinzipielle Möglichkeit der direkten zweckmäßigen Anpassungen und die Einstellung, mit der wir an die ökologischen Fragen herantreten, gezeigt werden.

Mit Ausnahme von einigen direkt zitierten Arbeiten ist deshalb die deszendenztheoretische Literatur nicht angeführt worden. Man kann sie leicht in jedem Lehrbuch finden. Ebenso sind von den ökologischen Arbeiten vor allen Dingen die neueren genannt. Aus diesen ist dann die weitere Literatur unschwer zu ersehen. Eine Zusammenfassung der gesamten einschlägigen Literatur war im Rahmen dieses Heftes nicht möglich.[1])

Heidelberg, im Dezember 1925.

Botanisches Institut. H. Walter.

[1]) Während der Drucklegung dieses Heftes sind eine Reihe von Arbeiten erschienen, die leider nicht mehr berücksichtigt werden konnten. In einzelnen Fußnoten wird auf sie verwiesen. Hier seien insbesondere genannt: 1. die ausführliche Abhandlung von Maximow, N. A., Die physiologischen Grundlagen der Dürreresistenz der Pflanzen (Leningrad 1926, russisch), die sowohl den Wasserhaushalt der Pflanze wie auch das Xerophytenproblem umfaßt und in der die gesamte einschlägige Literatur zusammengestellt ist, 2. die deutsche Übersetzung von Rotmistroff, W. G., Das Wesen der Dürre, ihre Ursache und Verhütung (Dresden und Leipzig 1926), in der hauptsächlich das Bodenproblem eine ausführliche Behandlung erfährt, 3. Sabinin, D. A., Das Wurzelsystem als osmotischer Apparat (Perm 1925, russisch), und 4. die Arbeiten von Krasnosselsky-Maximow, Huber, Montfort, Blagowestschenski usw., die an anderer Stelle zitiert werden.

I. Teil.

Allgemeines über Anpassungen bei Pflanzen.

1. Einleitung.

Die Bedeutung des Wassers für die gesamten Lebensvorgänge einer Pflanze hatten wir im ersten Teile dieser Abhandlung genau besprochen (Walter 1925). Wir hatten dabei gesehen, daß es nicht nur darauf ankommt, ob der Pflanze Wasser zur Verfügung steht oder nicht, sondern, daß auch der Zustand, in dem sich die Pflanze in bezug auf Wasser befindet, — der Sättigungszustand — eine große Rolle spielt. Dieser Sättigungszustand einer Pflanze mit Wasser hängt nicht nur von der Größe der Wasserabgabe oder der Wasseraufnahme im Einzelnen ab, sondern stets von diesen beiden Vorgängen zugleich.

Sowohl die Wasseraufnahme, wie auch die Wasserabgabe der Pflanzen werden auf verschiedenen Stellen der Erdoberfläche, je nach den äußeren Bedingungen, nicht die gleichen sein. Da außerdem der Pflanze die Fähigkeit zur Ortsveränderung abgeht und sie zeitlebens an die Stelle gebunden ist, auf der durch Zufall ihr Samen auskeimte, so sehen wir, daß die Wasserverhältnisse für die einzelnen Pflanzen sehr verschieden sein müssen. Es können in einem bestimmten Gebiete nur solche Pflanzen sich dauernd erhalten, denen die dort herrschenden Bedingungen zusagen. Zwischen der Pflanzendecke und dem jeweiligen Standort, unter dem wir die Gesamtheit der auf die Pflanzen einwirkenden Faktoren verstehen, muß deshalb eine gewisse Harmonie bestehen. Die Pflanzen müssen, wie man zu sagen pflegt, an die Standortsbedingungen angepaßt sein.

Von den verschiedenen Außenfaktoren, die für das Leben der Pflanze von Bedeutung sind, ist gerade das Wasser auf der Erdoberfläche äußerst ungleichmäßig verteilt. Es ist deshalb verständlich, daß gerade dieser Faktor für die Verteilung der Pflanzen von großer Wichtigkeit ist, und daß die Anpassungen der Pflanzen an die Wasserverhältnisse von jeher in besonders hohem Grade die Aufmerksamkeit der Ökologen auf sich gezogen haben.

Die Niederschläge kommen für die meisten Pflanzen als direkte Wasserquelle nicht in Frage. Erst wenn die Niederschläge in den Boden gelangen, werden sie durch das Wurzelsystem der Pflanze aufgenommen. Nur eine kleine Pflanzengruppe — die Epiphyten, die nicht auf dem Erdboden wachsen, sondern andere Pflanzen als Unterlage benützen, und auf die wir nicht näher eingehen werden — ist auf die Niederschläge

selbst als Wasserquelle angewiesen. Sie besitzen demgemäß an ihren Blättern (Bromeliaceen) oder an ihren Luftwurzeln (Orchideen) besondere Vorrichtungen, um das an ihnen herabrieselnde Wasser rasch aufzunehmen oder sammeln zu können.

Für die anderen Pflanzen ist hingegen die Wasserführung des Bodens, auf dem sie wachsen, ausschlaggebend. Im Kapitel 7 und 8 des ersten Teiles hatten wir bereits ausgeführt, daß der Wassergehalt des Bodens von sehr verschiedenen Faktoren abhängt: einerseits von den Eigenschaften des Bodens und der darunterliegenden Schichten, die den Grundwasserstand bedingen, andererseits von einer Reihe klimatischer Faktoren, wie der Niederschlagsmenge und der Verdunstungskraft der Atmosphäre.

Während aber die Bodeneigenschaften und der Grundwasserstand auf verhältnismäßig kleinen Strecken meist großen Veränderungen unterworfen sind und deshalb nur eine mehr lokale Bedeutung haben, können die klimatischen Faktoren, wie die Niederschlagsmenge auf der gesamten Erdoberfläche zwar auch sehr verschieden sein; sie bleiben aber doch auf großen Strecken, namentlich im Flachlande, ziemlich konstant und bedingen deshalb die Verteilung des Wassers und auch der Vegetation auf der Erdoberfläche, wie sie uns in großen Zügen entgegentritt.

Die Wasserführung des Bodens hängt aber nicht nur von der absoluten Höhe der Niederschläge ab, sondern von dem Verhältnis der Verdunstungsgröße an einer bestimmten Stelle zu der Menge der hier fallenden Niederschläge. Ist die mögliche jährliche Verdunstung größer als die jährliche Niederschlagshöhe, so wird der Boden wenigstens zeitweise sehr stark austrocknen. Man bezeichnet Gebiete, die solche Verhältnisse aufweisen, als a r i d e Gebiete im Gegensatz zu den h u m i d e n, in denen die Niederschlagsmenge größer als die Menge des von der Erdoberfläche wieder verdunstenden Wassers ist. In den humiden Gebieten wird ein gewisser Wasserüberschuß vorhanden sein, der durch den Boden durchsickert und dann die oberirdischen Wasserläufe speist. Dabei wird der Boden infolge seiner Wasserkapazität einen Teil des Wassers zurückhalten und meist das runde Jahr hindurch einen gewissen Wassergehalt aufweisen.

Die ariden und humiden Gebiete zeigen eine gewisse Regelmäßigkeit in der Verteilung auf der Erdoberfläche. In der Nähe des Äquators haben wir eine rings um die Erde verlaufende humide tropische Zone. Ihr folgt sowohl nach Süden als auch nach Norden ebenso ringförmig erst eine breite aride Zone, die noch weiter zu den Polen hin wieder einer humiden gemäßigten und arktischen Zone Platz macht. Durch die Lage der einzelnen Kontinente und Ozeane wird diese regelmäßige zonale Anordnung mehr oder weniger gestört.

Selbstverständlich werden wir in ariden Gebieten auch Stellen finden können, wo das Wasser von einer größeren Fläche zusammenfließt und der Boden mehr Wasser enthält; ebenso finden wir in humiden Gebieten Stellen, von denen das Wasser rasch abfließt, und auf denen dann der Boden zeitweise vollkommen austrocknen kann. Aber in beiden Fällen wird es sich nur um lokale Abweichungen handeln, die wir nicht zu berücksichtigen brauchen, wenn wir die Vegetation in großen Zügen betrachten.

Somit sehen wir, daß die Wassermenge, die den Pflanzen im Boden zur Verfügung steht, sehr verschieden sein kann. In ariden Gebieten werden die Pflanzen wenigstens zeitweise Wassermangel leiden, in humiden Gebieten ist dagegen meist genügend Wasser im Boden vorhanden. Dazu kommt noch, daß das Sättigungsdefizit der Atmosphäre in ariden Gebieten sehr viel größer ist als in humiden. Infolgedessen müssen auch unter sonst gleichen Bedingungen die Wasserverluste durch die Transpiration der Pflanzen in ariden Gebieten erheblicher als in humiden sein; die Pflanzen müssen vertrocknen, wenn sie nicht speziell an diese extremen Verhältnisse angepaßt sind. Daß solch eine Anpassung in weitgehendstem Maße stattfindet, sieht man schon, wenn man die Vegetation in den verschiedenen Gebieten miteinander vergleicht. In den ariden Gebieten finden wir die Steppen- und Wüstenvegetation, in den humiden dagegen eine sehr viel üppigere Vegetation von den tropischen Wäldern einerseits, bis zu den Wäldern der gemäßigten Zone andererseits. Erst im hohen Norden, wo zwar Wasser genügend vorhanden ist, aber die Temperaturverhältnisse ungünstige sind, finden wir wiederum eine etwas ärmere Tundravegetation.

Man pflegt im Anschluß an Schimper ganz allgemein die Pflanzen, die an trockene Standorte angepaßt sind, als Xerophyten zu bezeichnen, Pflanzen mäßig feuchter Standorte als Mesophyten, sehr feuchter Standorte als Hygrophyten und schließlich Pflanzen, die im Wasser selbst wachsen, als Hydrophyten. Die Anpassungen der Pflanzen dieser ökologischen Gruppen an die verschiedenen Wasserverhältnisse werden in erster Linie physiologische sein, denn durch die extremen Außenbedingungen werden die ganze Ernährungsweise und die Stoffwechselvorgänge der Pflanze in Mitleidenschaft gezogen. Aber auch morphologisch zeigen die Pflanzen verschiedener Standorte tiefgreifende Unterschiede. Da nun die morphologischen Eigenschaften einer Pflanze viel leichter zu erkennen und zu untersuchen sind als die physiologischen, so hat man sich auch in erster Linie ihnen zugewandt, während unsere physiologischen Kenntnisse von Pflanzen verschiedener ökologischer Gruppen bis auf den heutigen Tag äußerst mangelhafte sind. Dies wiederum

führte zu einer gewissen Überschätzung der morphologischen Anpassungserscheinungen. Man versuchte aus ihnen heraus eine Erklärung für das Verhalten verschiedener Pflanzen gegenüber den Wasserverhältnissen am Standort zu finden. Man deutete die morphologischen Eigenschaften der Pflanze als zweckmäßige Anpassungen, die der Pflanze unter den gegebenen Verhältnissen einen gewissen Vorteil bieten und ihr die Möglichkeit geben, sich am Standort zu behaupten. Dadurch wurde die Richtung in der ökologischen Pflanzengeographie festgelegt — sie war im vergangenen Jahrhundert und ist zum Teil auch jetzt noch vorwiegend teleologisch eingestellt. Die Hauptaufgabe der Ökologie sah man darin, den Nutzen einer bestimmten Eigenschaft für die Pflanze zu ergründen. In den meisten Fällen aber begnügte man sich damit, eine mehr oder weniger wahrscheinliche Deutung zu geben, ohne sie experimentell nachzuprüfen. Erst in letzter Zeit fanden die exakteren physiologischen Methoden Eingang in die Ökologie. Die experimentelle Prüfung ergab dabei, daß in den meisten Fällen die Zweckdeutungen einer genauen Untersuchung nicht standhalten konnten. So geriet denn in der letzten Zeit die ganze teleologische Richtung in starken Mißkredit, obgleich sie namentlich in populären Schriften bis auf den heutigen Tag vorherrscht.

Man stellte wiederholt die Forderung auf, ebenso wie in der Physiologie auch in der Ökologie ausschließlich die kausalen Zusammenhänge zwischen Ursache und Wirkung zu untersuchen und die komplizierten biologischen Vorgänge auf einfache physikalisch-chemische zurückzuführen. Dieser Forderung soll nach Möglichkeit in vorliegender Abhandlung Folge geleistet werden. Es scheint uns aber trotzdem, daß eine vollständige Ablehnung der teleologischen Betrachtungsweise nicht berechtigt ist, daß vielmehr zwischen beiden Arbeitsrichtungen ein Ausgleich möglich ist und eine jede von ihnen Existenzberechtigung besitzt.

Wir müssen auf diese Fragen, wenn auch in möglichster Kürze, eingehen, da die Behandlung des Anpassungsproblems je nach der Stellung, die man einnimmt, von Grund aus verschieden sein wird.

2. Teleologische und kausale Betrachtungsweise.

Das Prinzip von Le Chatelier.

Die teleologische und die kausale Betrachtungsweise der biologischen Naturerscheinungen sind auf den ersten Blick so grundverschieden, daß ein Ausgleich zwischen ihnen nicht möglich scheint. Es soll im Folgenden versucht werden, zu zeigen, daß die Unterschiede nur scheinbar bestehen, daß es Erscheinungen gibt, die zu gleicher Zeit kausal durch einen Außenfaktor bedingt werden und eine zweckmäßige Reaktion auf diesen darstellen.

Diese Erscheinungen sind wir berechtigt, sowohl vom kausalphysiologischen als auch vom teleologischen Standpunkt aus zu betrachten. Welcher Betrachtungsweise wir den Vorzug geben, hängt in diesen Fällen mehr davon ab, was wir als Endresultat von der Wissenschaft erwarten (vgl. dazu Ungerer).

Eine jede von diesen Betrachtungsweisen geht von einer willkürlichen Voraussetzung aus: die teleologische nimmt an, daß die Eigenschaften der Organismen zweckmäßig sind, die kausale, daß jede Erscheinung auch bei den lebenden Organismen sich auf bestimmte physikalisch-chemische Ursachen zurückführen läßt, und daß jede Ursache nur eine Wirkung haben kann. Auch diese letztere Annahme, die man meist unbewußt beim Kausalitätsgesetz macht, und auf der die ganze exakte Naturwissenschaft ruht, ist eine rein willkürliche, nicht zu beweisende Annahme a priori. Die Voraussetzung, daß jede Ursache nur eine Wirkung hat und umgekehrt, ist einem jeden naturwissenschaftlich Denkenden so geläufig, daß sie unbewußt als Tatsache hingenommen wird. Die Annahme hat sich so häufig immer wieder bestätigt, daß sie uns als bewiesen erscheint. Und doch muß man bedenken, daß die Naturwissenschaft nur die Erscheinungen betrachtet, die sich diesem Kausalitätsprinzip fügen, während sie anderen Erscheinungen, wie z. B. den psychischen, noch vollkommen machtlos gegenübersteht. Begegnen uns im eigenen Gebiet Erscheinungen, die sich diesem Prinzip nicht fügen, so werden sie lange nicht beachtet oder aber, es wird allmählich die Theorie solange ausgebaut, bis auch sie sich diesem Prinzip einfügen lassen. So ist allmählich ein unendlich kompliziertes, aber auch einzigartiges Theoriengebäude aufgerichtet worden, das uns erlaubt, die verschiedenen Naturerscheinungen zusammenzufassen und auch in gewisser Hinsicht zu beherrschen.

Die Erfolge, welche die exakte Naturwissenschaft im Laufe der letzten hundert Jahre aufzuweisen hat, sind der beste Beweis für die Richtigkeit des eingeschlagenen Weges. Die kausale Forschung gibt uns die einzige Möglichkeit, vorwärts zu kommen und praktische Erfolge zu erzielen. Gefährlich wird diese Betrachtungsweise nur dann, wenn sie auf Gebiete übergreift, die nicht mehr zur reinen Naturwissenschaft gehören, wenn man mit derselben Voraussetzung auch an Weltanschauungsfragen herantritt.

Im Gegensatz zu der kausalen Betrachtungsweise, kann die teleologische keine derartigen praktischen Erfolge aufweisen. Sie gibt uns in vielen Fällen eine gewisse Befriedigung, indem sie scheinbar bestimmte Erscheinungen „zu erklären" vermag, wie z. B. die Entstehung der Anpassungen, die infolge ihrer Kompliziertheit in den meisten Fällen der kausalen Betrachtungsweise

noch nicht zugänglich sind. Sie ist deshalb auch eine fast ausschließlich rein biologische Betrachtungsweise geblieben. Sie hat uns erlaubt, eine gewisse Übersicht über die unendliche Mannigfaltigkeit des biologischen Geschehens zu erlangen und die verschiedenen Erscheinungen nach bestimmten Gesichtspunkten zu ordnen. Damit hat aber diese Betrachtungsweise so ziemlich die Grenze ihrer Leistungsfähigkeit erreicht und ist heute auf einem toten Punkt angelangt.

Deshalb halten wir es für richtig, in der Ökologie vorwiegend die kausale Betrachtungsweise anzuwenden. Nur sie gibt uns die Möglichkeit, vorwärts zu kommen und den näheren Zusammenhang der Naturerscheinungen zu ergründen. Damit soll aber die teleologische Einstellung nicht von vornherein abgelehnt werden. Die Zweckmäßigkeit der Einrichtungen eines Organismus ist so auffallend, daß wohl niemand sie leugnen kann.

Man macht der teleologischen Richtung häufig zum Vorwurf, daß sie in jeder Eigenschaft der Organismen einen Zweck zu sehen versucht. Aber auch dieser Vorwurf ist m. E. nicht berechtigt. Ob etwas einen Zweck hat oder nicht, läßt sich von vornherein niemals entscheiden. Die teleologische Richtung tritt eben mit dieser Fragestellung an jede Erscheinung heran, und nur das Ergebnis der Untersuchung kann zeigen, ob sich ein Zweck finden läßt oder nicht.

Die Berechtigung der teleologischen Betrachtungsweise wird vielleicht noch deutlicher, wenn wir zu zeigen vermögen, daß die Zweckmäßigkeit sich nicht, wie meist angenommen wird, nur auf die belebte Natur beschränkt. Auch in der unbelebten Natur kann man den Zweckmäßigkeitsbegriff auf einen großen Teil der Erscheinungen ausdehnen, wenn man auch meist von einem solchen nicht spricht.

Die Erscheinungen, an die wir hier denken, sind diejenigen, welche dem sogenannten Prinzip von Le Chatelier folgen.

Dieses Prinzip, das für die meisten physikalischen und chemischen Vorgänge gilt und dessen qualitative Formulierung zuerst von Le Chatelier gegeben worden ist, besagt Folgendes:

Wenn wir ein beliebiges, in einem Gleichgewicht befindliches System vor uns haben und auf dieses eine äußere Kraft einwirkt, die das Gleichgewicht stört, so wird die Veränderung in einer Richtung verlaufen, bei der die Wirkung der äußeren Kraft nach Möglichkeit aufgehoben wird.

Einige Beispiele aus den verschiedenen Gebieten der Chemie und Physik sollen dieses besser erläutern:

1. Nehmen wir zuerst ein einfaches chemisches Gleichgewicht, z. B. $N_2 + 3H_2 = 2NH_3$. Wie man aus der Gleichung

sieht, wird die Reaktion nach rechts unter Volumverminderung, nach links unter Volumvergrößerung verlaufen, da aus je 4 Molekülen der linken Seite zwei Moleküle der rechten Seite entstehen und umgekehrt. Lassen wir auf unser System, das sich im Gleichgewicht befindet, eine äußere Kraft einwirken, indem wir z. B. den Druck erhöhen, so wird das Gleichgewicht gestört und zwar so, daß die Wirkung des Druckes nach Möglichkeit aufgehoben wird, d. h. die Reaktion wird nach rechts unter Volumverkleinerung verlaufen. Das System weicht sozusagen dem erhöhten Druck nach Möglichkeit aus. Bei Druckverminderung verläuft die Reaktion nach links unter Volumvergrößerung; das System hat sozusagen das Bestreben, den herrschenden Druck aufrechtzuerhalten. Diese Verhältnisse werden heute technisch bei der Ammoniaksynthese ausgenützt.

2. Betrachten wir ein beliebiges chemisches Gleichgewicht: $A + B = C + x$-Kalorien, bei dem die Reaktion nach rechts unter Wärmeausscheidung (exotherm), nach links unter Wärmeabsorption (endotherm) verläuft. Eine Erhöhung der Temperatur wird dann die Reaktion nach links unter Wärmeabsorption, eine Erniedrigung dagegen nach rechts unter Wärmeausscheidung verlaufen lassen. Also auch hier wird wiederum das System der Temperaturveränderung möglichst entgegenwirken.

Dieser Fall ist als Sonderfall des Prinzips von Le Chatelier, als Vant' Hoffsches Gesetz, bekannt, welches besagt, daß Temperaturerhöhung die exothermen Reaktionen hemmt und die endothermen fördert, Temperaturerniedrigung dagegen in der entgegengesetzten Richtung wirkt.

3. Prinzipiell dasselbe wie beim vorigen Fall sehen wir bei einem physikalisch-chemischen Vorgang — dem Lösungsvorgang. Die meisten Salze lösen sich unter Wärmeabsorption; ihre Löslichkeit ist deshalb bei höherer Temperatur größer. Einige Salze (z. B. zitronensaures Kalzium) lösen sich dagegen unter Wärmeentwicklung und ihre Löslichkeit nimmt mit zunehmender Temperatur ab.

4. Bei einem rein physikalischen Vorgang, wie z. B. dem Gefrieren des Eises, sehen wir wiederum dasselbe wie in unserem ersten Beispiel. Beim Gefrieren vergrößert bekanntlich das Wasser sein Volumen, Drucksteigerung wird deshalb das Schmelzen des Eises, Druckverminderung das Gefrieren begünstigen.

5. Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß das bekannte Gesetz von Lenz, nach dem die Richtung des in einer Rolle induzierten Stromes bei Annäherung an eine andere Rolle derart ist, daß die zugekehrten Pole sich gegenseitig abstoßen —, wiederum nur als ein Sonderfall des Prinzips von Le Chatelier und des Prinzips der kleinsten Wirkung betrachtet werden kann.

Diese Beispiele können beliebig vermehrt werden, aber ich glaube, daß die angeführten schon genügen, um einen Begriff zu geben, worum es sich handelt. Betont sei noch, daß wir es beim Prinzip von Le Chatelier nicht mit einer empirischen Regel zu tun haben, sondern, daß es direkt aus dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik abzuleiten ist. Es kann deshalb ohne weiteres überall dort angewandt werden, wo die thermodynamische Betrachtungsweise erlaubt ist, also überall dort, wo es sich um reversible Vorgänge, um Gleichgewichte, handelt, gleichgültig, ob chemische, mechanische, elektrodynamische, photo-chemische usw. Erscheinungen vorliegen. Die quantitative Seite der durch den Außenfaktor bewirkten Veränderung läßt sich mit großer Genauigkeit aus den entsprechenden mathematischen Gleichungen berechnen.

Gehen wir nun zu den biologischen Vorgängen über, so müssen wir auch in ihnen, sobald wir uns ganz auf den Standpunkt der kausalen Betrachtungsweise stellen, ein kompliziertes System von reversiblen und irreversiblen physikalisch-chemischen Vorgängen sehen. Dabei scheint es, daß die einzelnen Phasen im Stoffwechsel meist reversible, also umkehrbare Vorgänge sind, und nur der Gesamtverlauf der Lebensvorgänge durch die Aufnahme bestimmter Stoffe und Ausscheidung bestimmter Endprodukte in einer bestimmten Richtung festgelegt wird. Deshalb dürfen wir auch einen lebenden Organismus als ein äußerst kompliziertes System ansehen, das sich im Gleichgewicht mit der Umgebung befindet. Auf solch ein System dürfen wir aber, soweit es sich um reversible Vorgänge handelt, die Grundsätze der Thermodynamik anwenden.

Wir müssen deshalb annehmen, daß bei einer Störung des Gleichgewichtes, in dem sich der Organismus befindet, durch Außenfaktoren eine Reaktion hervorgerufen wird, die nach dem Prinzip von Le Chatelier nach Möglichkeit bestrebt ist, die Wirkung der Außenfaktoren aufzuheben, also das frühere Gleichgewicht wiederherzustellen [1]). Das heißt aber nichts anderes, als daß die Reaktion des Organismus, die kausal durch die Veränderung der Außenfaktoren bedingt wird, zugleich auch zweckmäßig sein muß (vgl. auch Schaxel S. 98).

---

[1]) Im Verlauf der Arbeit fand Verf. einen Hinweis auf das Prinzip von Le Chatelier im Zusammenhang mit der teleologischen Betrachtungsweise bei Cohen-Kysper (1910). Auf eine Analogie zwischen den periodischen Anpassungserscheinungen bei *Encelia farinosa* und dem Prinzip von Le Chatelier weist auch Shreve hin. Schließlich erwähnt auch Maximow in seiner S. 8 zitierten Arbeit, allerdings nur ganz kurz, daß ihm das Prinzip von Le Chatelier als leitender Gedanke bei den Untersuchungen diente.

Bei den physikalisch-chemischen Vorgängen ist für uns die kausale Verkettung meist deutlich sichtbar. Ihre Aufklärung bildet deshalb die Hauptaufgabe der Untersuchungen. Bei den biologischen Vorgängen ist die kausale Verkettung, sobald es sich um etwas komplizierte Erscheinungen handelt, z. B. um Wachstumsvorgänge, so vollkommen in Dunkel gehüllt, daß uns vor allen Dingen die andere Seite der Erscheinungen — die Zweckmäßigkeit der Reaktionen — auffällt. Wir sind daher geneigt, die biologischen Vorgänge vorwiegend einer teleologischen Betrachtungsweise zu unterwerfen.

Betrachten wir wiederum einige Beispiele:

1. Ein positiv phototropischer Sproß wird, wenn er in der Lichtrichtung wächst, sich in einem bestimmten Gleichgewicht befinden. Ändern wir nun die Außenbedingungen, so daß die Belichtung eine einseitige wird, so wird das Gleichgewicht gestört, und es tritt eine Reaktion ein, die nach Möglichkeit das frühere Gleichgewicht wieder herstellt — der Sproß krümmt sich in seinem noch wachsenden Teile dem Lichte zu. An der kausalen Verkettung der Reaktion mit den veränderten Außenbedingungen wird kein Physiologe zweifeln, wenn auch gerade das Zustandekommen der tropistischen Krümmungen noch wenig aufgeklärt ist. Um so auffallender ist die Zweckmäßigkeit der Reaktion.

2. Einen Sonderfall des Prinzips von Le Chatelier können wir auch bei dem Vorgang der Turgorregulation sehen. Wenn wir eine turgeszente Zelle unter veränderte Bedingungen bringen, sodaß sie ihren Turgor einbüßt, ohne daß irreversible Änderungen, z. B. Schädigungen, eintreten, so tritt eine Zunahme der Zellsaftkonzentration ein, die Saugkraft der Zelle steigt und sie vermag meist ihren früheren Turgor wiederherzustellen. Dasselbe kann bei einer plötzlichen Transpirationssteigerung vorkommen. Durch die Erhöhung der Saugkraft vermag die Pflanze die Wasseraufnahme zu verstärken und so innerhalb gewisser Grenzen die Wirkung des die Transpiration beschleunigenden Faktors aufzuheben.

Wie bereits gesagt, kann eine solche zweckmäßige Reaktion bei einem Organismus nur dann eintreten, wenn es sich um reversible Vorgänge handelt, die durch den Außenfaktor hervorgerufen werden. Nicht alle Vorgänge im Organismus sind aber reversibel. Die ausgewachsenen Teile einer Pflanze sind meist so irreversibel verändert, daß sie die Fähigkeit verloren haben, zweckmäßig zu reagieren, ebenso wird ein Reiz, der eine Schädigung, also eine irreversible Veränderung in der Pflanze bedingt, keine zweckmäßige Reaktion hervorrufen können. Die teleologische Betrachtungsweise wird in diesen Fällen keine Berechtigung haben.

Ob es sich nun bei den Reaktionen einer Pflanze um reversible oder irreversible Veränderungen handelt, wird in den einzelnen Fällen schwer zu entscheiden sein. Damit wird eine große Unsicherheit in die teleologische Betrachtungsweise hereingetragen. Wir brauchen ja nur an die kolloid-chemischen Vorgänge bei hydrophilen Gelen und Solen zu denken. Eine jede Quellung und Entquellung, die an und für sich reversible Vorgänge sind, werden doch von gewissen, noch kaum bekannten irreversiblen Änderungen begleitet. Eine ähnliche irreversible Erscheinung, die noch gar nicht erforscht ist, stellt das Altern der Kolloide dar. So müssen wir denn auch bei den Kolloiden des lebenden Plasmas erwarten, daß ein jeder reversible Vorgang doch eine irreversible „Spur" hinterläßt, daß also ein Organismus sich niemals zweimal in vollkommen gleichem Zustande befinden wird. Sehen wir aber zunächst von diesen Komplikationen ab und lassen wir die Vorgänge, die mit einer irreversiblen Veränderung im Organismus verknüpft sind, außer Betracht, so dürfen wir doch sagen, daß ein und dieselbe Erscheinung als kausal bedingt und zugleich als zweckmäßig angesehen werden darf, daß sie also sowohl der kausalen als auch der teleologischen Betrachtungsweise zugänglich ist.

3. Das Problem der direkten und indirekten Anpassungen.

Wir sahen, daß nach dem Prinzip von Le Chatelier die Reaktion eines Organismus auf die Änderung eines Außenfaktors, soweit keine Schädigung eintritt, und es sich um Gleichgewichte handelt, stets kausal durch diesen Außenfaktor bedingt wird und zugleich auch zweckmäßig sein muß. Es handelt sich also hier um eine Anpassung eines einzelnen Organismus an die veränderte Umgebung.

Wir wollen diese Anpassungen, die mit einer Änderung der einzelnen Funktionen eines Organismus verknüpft sind oder eine Akkomodation oder Adaptation des Organismus an neue Lebensbedingungen vorstellen, als funktionelle Anpassungen bezeichnen.

Das Ausmaß der funktionellen Anpassungen kann bei einzelnen Pflanzen sehr verschieden sein. Besonders bekannt sind ja durch weitgehende funktionelle Anpassungen die Wasserpflanzen, die unter verschiedenen Bedingungen ein so wechselndes Aussehen annehmen, daß man sie ohne weiteres für verschiedene Arten halten würde, wenn man nicht wüßte, daß ein und dieselbe Pflanze innerhalb dieser Grenzen variieren kann. Als Beispiel sei nur die Land- und Wasserform von *Polygonum amphibium* genannt.

Die Ökologie hat es aber in erster Linie nicht mit diesen funktionellen Anpassungen der einzelnen Individuen zu tun, sondern mit Anpassungen, die bei den einzelnen Arten erblich fixiert sind, die auf die Nachkommen übertragen werden und dadurch bestimmte Arten vorzugsweise befähigen, unter bestimmten Bedingungen fortzukommen. Arten, z. B. die auf trockenen Standorten wachsen, zeigen deutliche Anpassungen an die Außenbedingungen, denen sie ausgesetzt sind.

Bringt man solche Pflanzen auf einen feuchten Standort, so werden zwar funktionelle Anpassungen an die veränderten Bedingungen stets eintreten, aber doch nur in so geringem Maße, daß die Pflanze noch deutlich als eine Pflanze trockener Standorte gekennzeichnet bleibt. Wir wollen diese erblich fixierten Anpassungen, die das Hauptinteresse des Ökologen beanspruchen, als *ökologische Anpassungen* zum Unterschied von den funktionellen bezeichnen. Wir vermeiden damit die Einführung von Fremdwörtern, wie Ökologismus und Ökogenese, die sich in der Literatur doch nicht allgemein durchgesetzt haben.

Wie kommen nun die erblich fixierten Anpassungen der verschiedenen Arten zustande?

Hier stehen sich unversöhnlich zwei Richtungen in der Wissenschaft gegenüber, die wir mit den Schlagwörtern *Darwinismus* und *Lamarckismus* bezeichnen können. Beide Richtungen lassen sich in vielfach modernisierter Form, aber in ihren Grundannahmen doch unverändert, bis in die Gegenwart verfolgen.

Nach den Anhängern der ersten Theorie sollen die Veränderungen unter den Organismen einer Art nicht in bestimmten Beziehungen zum einwirkenden Faktor stehen, sondern unregelmäßig nach allen möglichen Richtungen variieren. Durch den Kampf ums Dasein werden nun die zufällig zweckmäßig veränderten Organismen einen Vorteil vor den anderen haben; sie werden sich behaupten können, während die anderen ausgemerzt werden. Es verbleiben somit als Endresultat Organismen, die zweckmäßige Anpassungen an die Umgebung besitzen. Die Anpassung ist also eine indirekte, sie kommt erst durch die natürliche Auslese zustande.

Im Gegensatz dazu nehmen die Lamarckisten an, daß auf jede veränderte Lebenslage der Organismus zweckmäßig reagieren wird. Diese zweckmäßigen Veränderungen des einzelnen Organismus sollen dann auf die Nachkommen vererbt werden und auf diese Weise zu den erblich fixierten Anpassungen führen. Es handelt sich hierbei also um zwei Probleme, um das Zustandekommen der zweckmäßigen Veränderung des einzelnen Organismus einerseits und um die Vererbung der auf diese Weise erworbenen Eigenschaften auf die Nachkommen andererseits.

Auch bei den indirekten Anpassungen müssen wir eine Vererbung der bei den einzelnen Organismen auftretenden Veränderungen annehmen, seien sie nun zufällig zweckmäßig oder nicht. Ob es sich in allen diesen Fällen um kleine kontinuierliche Variationen, die schließlich zu größeren Unterschieden führen oder um diskontinuierliche sprunghafte Abweichungen, die gleich vererbbar sind — Kleinmutationen oder größere Mutationen — handelt, bleibt für unsere Betrachtungen vorläufig gleichgültig.

Wir wollen zunächst die Frage zu beantworten suchen, ob die Annahme der richtungslosen Veränderungen und somit der indirekten Anpassung oder aber die Annahme der zweckmäßigen Veränderungen, d. h. der direkten Anpassungen, die wahrscheinlichere ist.

Gerade die Voraussetzung der Lamarckisten, daß die Reaktion eines einzelnen Organismus auf eine veränderte Lebenslage zweckmäßig ist, hat bisher die kausal eingestellten Forscher, trotzdem uns der Augenschein und die eigenen Erfahrungen täglich davon überzeugen, zur Ablehnung der direkten Anpassungen geführt. Es schien vollkommen unverständlich zu sein, wie eine zweckmäßige Reaktion bei den Lebensvorgängen, die doch nur höchst komplizierte physikalisch-chemische Vorgänge sein sollen, zustande kommt. Der Lamarckismus wurde deshalb von vornherein, wenn auch verschiedene Tatsachen zu seinen Gunsten sprachen, als unlogisch und vitalistisch abgetan.

Am schärfsten tritt diese Einstellung wohl bei Detto hervor, wie es aus folgenden Stellen seiner Arbeit zu ersehen ist:

S. 2: „Kurz gesagt, ist die Theorie der direkten Anpassungen im Gegensatz zur Zuchtwahllehre eine prinzipiell teleologische, antikausale Theorie; sie muß bei konsequentem Weiterdenken ihrer Voraussetzungen zur Anerkennung des Vitalismus führen."

S. 6: „Der Lamarckismus führt (wie der Vitalismus) den Begriff der Zweckursache, ein immanent teleologisches Prinzip, in die Biologie ein. Da ein solches Prinzip nie anders als psychologisch interpretiert werden kann . . . ., so überschreitet jede derartige Deutung der Entstehung von Anpassungen die Grenzen der physikalischen Methode . . ."

S. 58: „. . . . denn anders ist es (ohne Verstoß gegen die kausale Auffassungsweise) nicht denkbar, wie eine Variation der Außenbedingungen stets eine zweckmäßige Veränderung des abhängigen Merkmales zur Folge haben soll."

S. 62: „Untersuchen wir nun, in welchem Verhältnisse der Lamarckismus zu diesem Problem steht, so ergibt sich das sehr merkwürdige Resultat, daß der Lamarckismus das Problem selbst zum Erklärungsgrunde macht, indem er die Tatsache, daß der Organismus zweckmäßiger Reaktionen (Regu-

lationen) fähig ist, erklärt aus der Fähigkeit, sich geänderten Bedingungen anpassen zu können. Dieser Zirkel bedarf keiner besonderen Beleuchtung; in ihm liegt der innere Widerspruch der Theorie."

S. 188: „Folglich ist das Anpassungsproblem überhaupt nicht, das Deszendenzproblem nur in beschränktem und bedingtem Maße, durch die Theorie der direkten Anpassung (Lamarckismus) lösbar, vorausgesetzt, daß eine kausalphysiologische (physikalische, antiteleologische) Deutung gefordert wird."

S. 190: „Direkte Anpassung ist also weder kausal begreiflich, noch logisch berechtigt."

In diesen Sätzen sind, glaube ich, die Hauptangriffe, die von den verschiedensten Seiten gegen die Theorie der direkten Anpassungen vorgebracht werden, in prägnanter Weise zusammengefaßt, und sie sind um so schwerwiegender, als sie sich nicht auf Deutungen bestimmter Tatsachen stützen, sondern eine Ablehnung a priori vom methodologisch-erkenntnistheoretischen Standpunkt darstellen.

Sie werden auch nicht entkräftet, wenn Weidenreich, der in ausgezeichneter Weise die Tatsachen, die für den Lamarckismus und gegen den Darwinismus sprechen, beleuchtet hat, zum Schluß doch die Fähigkeit des Organismus, zweckmäßig zu reagieren — also seine Anpassungsfähigkeit — einerseits, und die Zähigkeit, mit der er doch wiederum seine Konstitution bewahrt — also die Vererbung — andererseits, als primäre Eigenschaften der lebenden Substanz anspricht, die sich ihrem Wesen nach unserer Erkenntnis entziehen. Hierauf führt er die Schwierigkeit für die Deutung der phylogenetischen Entwicklungsgesetze zurück.

Und dasselbe, nur mit etwas anderen Worten, sagt Dürken: „Selbstverständlich wird dabei die Möglichkeit, den äußeren Einflüssen entsprechend zu reagieren, vorausgesetzt. Diese Möglichkeit erscheint als eine von vornherein gegebene Eigentümlichkeit der Lebewesen."

Wir sahen aber im vorhergehenden Abschnitt, daß die Notwendigkeit für diese Annahme gar nicht besteht, und daß die Beweisführung von Detto gerade vom physikalisch-chemischen Standpunkte aus unhaltbar ist. Die Zweckmäßigkeit des Geschehens ist nicht auf die belebte Natur beschränkt. Man spricht nur bei den Erscheinungen der unbelebten Natur nicht von Zweckmäßigkeit, weil es nach dem Wortgebrauch nicht üblich ist, eine Veränderung bei einem physikalisch-chemischen Gleichgewicht als zweckmäßig zu bezeichnen. Man spricht in diesem Falle von einer Aufrechterhaltung des Gleichgewichts, einer geringsten Wirkung usw. Es ist aber kein zwingender Grund ersichtlich, weshalb man diese Begriffe mit dem Begriff der Zweckmäßigkeit nicht identifizieren sollte. Wenn wir von Zweckmäßig-

keit bei Pflanzen sprechen, so meinen wir doch die Zweckmäßigkeit in bezug auf die Erhaltung des Individuums oder der Art. Diese Erhaltung wird nur dann gewährleistet, wenn die Wirkung des Außenfaktors durch die Reaktion der Pflanze nach Möglichkeit aufgehoben wird und das Gleichgewicht, in dem sich der Organismus befindet, sich möglichst wenig verändert.

Wenn wir deshalb die Frage nach den direkten Anpassungen vom physikalisch-chemischen Standpunkte aus beantworten wollen, so müssen wir sagen, daß, sofern es sich um reversible durch einen Außenfaktor hervorgerufene Veränderungen handelt, die zweckmäßige Reaktionsweise, also auch die direkte Anpassung der Organismen die wahrscheinlichste ist. Nur soll man nicht erwarten, daß sich die Zweckmäßigkeit stets morphologisch feststellen läßt. Wir können doch annehmen, daß eine von uns nicht zur Beobachtung kommende physiologische Reaktion zweckmäßig ist, und daß durch diese physiologische Änderung sekundär die Wachstumsvorgänge so geändert werden, daß eine morphologisch sichtbare Änderung eintritt, die aber von keiner Bedeutung ist.

Handelt es sich dagegen um irreversible Veränderungen, die aus inneren Ursachen oder durch die Wirkung eines Außenfaktors hervorgerufen worden sind, so müssen die Veränderungen im Organismus zwar auch ganz bestimmte und unter einer gleichen Konstellation aller Bedingungen auch stets die gleichen sein, doch ist eine zweckmäßige Reaktionsweise in diesem Falle nicht zu erwarten. Es ist wohl kein Zufall, daß z. B. die Mutationen, die solche irreversible Veränderungen sind, kaum je als zweckmäßige Reaktionen bezeichnet werden dürften.

Eine zweckmäßige Anpassung kann in diesem Falle nur auf indirektem Wege entstehen, indem die durch Zufall zweckmäßige Veränderung durch den Kampf ums Dasein und die natürliche Auslese unter den vielen unzweckmäßigen Veränderungen erhalten bleibt, während die anderen ausgemerzt werden.

Unwillkürlich tritt nun an uns die Frage heran, welche Art der Entstehung von Anpassungen denn in der Natur die häufigere ist, wenn wir beide Arten als mögliche erkannt haben.

Eine genaue Antwort auf diese Frage zu geben, sind wir natürlich nicht in der Lage. Nur eine gründliche Untersuchung der einzelnen Anpassungserscheinungen kann die Verhältnisse in jedem Einzelfall aufklären.

Sehen wir einerseits, daß die Pflanze die Fähigkeit besitzt, auf eine äußere Einwirkung zweckmäßig zu reagieren, sich also funktionell anzupassen, und finden wir andererseits in der Natur erblich fixierte Anpassungen, die unter ähnlichen und extremen Bedingungen genau in derselben Richtung wie die funktionellen

Anpassungen liegen, so ist die Annahme einer direkten Anpassung die einfachste.

Können wir durch eine genaue Untersuchung zeigen, daß zwischen den funktionellen und den erblich fixierten ökologischen Anpassungen gleitende Übergänge bestehen, indem die Anpassungen bald weniger fest fixiert sind und nur unter bestimmten Bedingungen zur Entwicklung kommen, bald den experimentellen Eingriffen einen stärkeren Widerstand entgegensetzen, so wird die Annahme einer direkten Anpassung in diesem Falle noch wahrscheinlicher. Eine weitere Stütze würde sie erfahren, wenn wir uns ein Bild von der kausalen Verkettung zwischen dem einwirkenden Außenfaktor und der Anpassungsreaktion machen könnten. Bewiesen wird aber die Annahme erst sein, wenn es gelingt, auf experimentellem Wege unter streng kontrollierbaren Bedingungen solche erheblich fixierten Anpassungen zu erzeugen. Ob das im Experiment möglich ist, oder ob der Zeitfaktor in diesem Falle unüberwindliche Schwierigkeiten darbietet, läßt sich heute noch nicht entscheiden.

Überblicken wir die Anpassungen der Pflanzen, so scheint es uns, daß gerade die Anpassungen der Pflanzen an die verschiedenen Außenfaktoren auf direktem Wege entstanden sein könnten. Es kommen hier die verschiedenen Anpassungen an die Wasserverhältnisse, die Temperatur, das Licht, die Bodenfaktoren und die mechanische Inanspruchnahme in Frage. Auf den Parallelismus, der hier zwischen den funktionellen Anpassungen des einzelnen Individuums und den in der Natur beobachteten erblich fixierten Anpassungen besteht, ist wiederholt hingewiesen worden.

Von neueren Arbeiten, die auch quantitative Belege für diesen Parallelismus bringen, seien, wenn wir von den Anpassungen an die Wasserverhältnisse absehen, die Arbeiten von Lundegardh und Harder genannt. Es hat sich gezeigt, daß der Kompensationspunkt bei der Assimilation, d. h. die Lichtintensität, bei der die Pflanze weder Kohlensäure aufnimmt noch abgibt, bei Schattenarten bedeutend tiefer liegt als bei Sonnenarten. Schattenarten nützen das Licht besser aus. Dieser Kompensationspunkt ist aber für die einzelne Art kein ganz feststehender Punkt, sondern läßt sich experimentell verschieben, indem er bei dunkelgehaltenen Pflanzen sinkt, bei belichteten steigt. Dasselbe gilt auch in bezug auf die Temperatur. Die Kälteresistenz, die für die einzelnen Arten mehr oder weniger spezifisch ist, soll sich nach Irmscher durch entsprechende Kultur erhöhen lassen: Die Abhärtung der Pflanzen ist ja für den Gärtner eine bekannte Erscheinung. Ebenso können sich die einzelnen Pflanzen in ihrer Assimilationstätigkeit an bestimmte Temperaturen adaptieren. Auch bei der funktionellen Anpas-

sung eines Pflanzenteiles an mechanische Inanspruchnahme, sofern sich letztere innerhalb der natürlichen Grenzen bewegt, kommt dasselbe mechanische Prinzip zum Ausdruck, das wir im anatomischen Bau verschiedener Pflanzenarten verwirklicht finden (Rasdorski).

Doch wollen wir mit diesen Hinweisen nicht genaueren Untersuchungen vorgreifen, die erst eine Entscheidung ermöglichen werden. Wir werden in vorliegender Abhandlung die Frage nach der direkten oder indirekten Anpassung nur in bezug auf die Anpassungen der Pflanzen an erschwerte Wasserverhältnisse zu beantworten suchen.

Im Gegensatz zu den besprochenen Erscheinungen stehen die Anpassungen der Blüten an Bestäubung durch bestimmte Insekten, die Anpassungen der Samen und Früchte an die Verbreitung durch Wind, Wasser oder Tiere, schließlich die Anpassungen der insektivoren Pflanzen usw. Hier können wir uns eine Entstehung der Anpassungen auf direktem Wege nicht vorstellen, und es ist viel wahrscheinlicher, daß die zweckmäßigen Anpassungen sich auf indirektem Wege durch die natürliche Auslese oder durch die Ausnutzung von primär auf ganz andere Weise entstandenen Eigenschaften herausgebildet haben (Goebel).

Auch hier können wir die Entstehung der Merkmale vom kausal-physiologischen Standpunkt aus untersuchen, aber wie die Zweckmäßigkeit der Merkmale zustande kommt, bleibt uns auf diesem Wege vollkommen unerklärlich. Als Beispiel können wir gerade die von Günthardt vom kausal-physiologischen Gesichtspunkt aus untersuchten Blütenformen anführen. Es gelingt ihm sehr schön, zu zeigen, wie sich die endgültige Lage und Form der einzelnen Blütenteile aus den Raumverhältnissen und den Wachstumsvorgängen der einzelnen Blütenteile erklären lassen. Unverständlich bleibt aber dabei, wie es kommt, daß die fertige Blüte so oft an die Form und Größe bestimmter Insekten angepaßt erscheint. Hier bleibt uns nur die Annahme einer indirekten Entstehung der Zweckmäßigkeit übrig. Wir können uns denken, daß die Insekten nachträglich sich die Blüten aussuchten, die zufällig die richtigen Größenverhältnisse für sie zeigten, daß die Pflanzen mit diesen Blüten regelmäßig bestäubt wurden, fruchteten und erhalten blieben, während die anderen ausstarben.

So werden wir damit rechnen müssen, daß sowohl direkte wie auch indirekte Anpassungen in der Natur vorkommen. Eine einmalige prinzipielle Lösung der Frage für alle deszendenztheoretischen Probleme ist deshalb nicht möglich.

Wenn uns in den folgenden Abschnitten die genaue Zusammenstellung der Tatsachen, die in Beziehung zu dem Xerophyten-

problem stehen, zu dem Ergebnis führt, daß eine direkte Entstehung der Xerophytenmerkmale die wahrscheinlichere ist, so müssen wir noch die Frage beantworten, ob wir nach dem heutigen Stand des Wissens eine Vererbung erworbener Eigenschaften annehmen dürfen; denn diese Vererbung ist eine Voraussetzung bei der Annahme der direkten Anpassungen.

Diese Frage läßt sich heute noch nicht mit Sicherheit beantworten. Theoretisch wäre eine Fixierung erworbener Eigenschaften sehr gut denkbar. Aus der Kolloidchemie kennen wir eine Reihe von Erscheinungen, bei denen ein reversibler Vorgang mit der Zeit irreversibel wird, z. B. kann ein Gel anfangs nach Entfernung des niederschlagenden Stoffes noch leicht löslich sein, nach längerer Zeit aber oder nach Trocknen kann es seine Fähigkeit, wieder in die Solform überzugehen, verlieren. Ebenso können wir uns vorstellen, daß eine anfangs reversible Veränderung die zu einer funktionellen Anpassung führt bei langer Einwirkung des Außenfaktors durch Generationen hindurch allmählich irreversibel wird. Die Erbsubstanz in einem Organismus ist ja nur ein Teil des ganzen Organismus. Eine lokale Gleichgewichtsstörung an einer Stelle des Organismus muß überall Zustandsänderungen hervorrufen, bis ein neuer Gleichgewichtszustand erreicht ist. Theoretisch muß infolgedessen eine jede Änderung im Gleichgewichtszustande des Organismus auch irgend eine Wirkung auf die Erbsubstanz ausüben (vgl. Jackmann). Natürlich braucht sich aber diese Wirkung nicht gleich in einer genotypischen Veränderung zu äußern. Vielmehr wird es sich bei kurzer Einwirkungssdauer wohl meist um eine vollkommen reversible Änderung handeln. Bei langer Einwirkungsdauer können wir uns aber analog zu den kolloidchemischen Vorgängen vorstellen, daß diese Einwirkung eine irreversible Spur hinterläßt und somit zu einer genotypischen Abweichung führt, die sich allmählich verstärkt oder in Form einer sprunghaften Mutation äußert.

Aber alle diese Betrachtungen sind mehr Spekulationen. Fragen wir nach den Ergebnissen der experimentellen Forschung, die bei Bauer und Goldschmidt zusammengestellt sind, so müssen wir sagen, daß exakte Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften bisher nicht vorliegen (vgl. aber auch den entgegengesetzten Standpunkt bei Semon und Weidenreich). Die Versuche, die scheinbar für eine Vererbung erworbener Eigenschaften sprechen, sind meist mit genetisch nicht einwandfreiem Material ausgeführt worden und lassen sich auch anders deuten. Andererseits muß man aber auch sagen, daß die genetisch einwandfreien Versuche wiederum meist eine Versuchsanordnung zeigen, die für das Zustandekommen einer Vererbung erworbener Eigenschaften nicht günstig

ist, sodaß das negative Resultat nicht als Gegenbeweis angesehen werden kann. Selektioniert wird häufig nicht nach einem Anpassungsmerkmal, sondern nach einem für die Pflanze mehr nebensächlichen Merkmal. Die Bedingungen, unter denen die ausgesuchten Individuen gehalten werden, sind meist für die Erhaltung des Merkmals ungünstig. Betrachten wir z. B. den so häufig erwähnten Versuch von Johannsen mit reinen Linien von Bohnen. Bei diesen Versuchen wurden stets die größten Bohnen selektioniert und die Nachkommen dieser Bohnen immer unter gleichen Bedingungen gehalten. Eine durch viele Jahre durchgeführte Selektion blieb ergebnislos: die mittlere Größe der selektionierten Bohnen war nicht größer als diejenige des Ausgangsmaterials.

Dieses Ergebnis kann aber nicht als Beweis gegen die Vererbung erworbener Eigenschaften gelten. Die Pflanzen befanden sich ja bei den Versuchen Johannsens stets unter den gleichen Bedingungen. Wenn die einen Bohnen größer wurden als die anderen, so ist es darauf zurückzuführen, daß sie zufällig während der Samenreife, also während eines ganz kurzen Abschnittes in der Entwicklung der Pflanze sich unter etwas günstigeren Ernährungsbedingungen befanden. — Da sie nun unter denselben Bedingungen zur Keimung gebracht wurden wie die kleinen Bohnen und auch unter denselben Bedingungen sich bis zur Blüte entwickelten, so ist es auch verständlich, daß die Samen dieser Pflanzen sich nicht von den anderen in der Größe unterschieden.

Nur wenn man nach einem Anpassungsmerkmal des Organismus an extreme Bedingungen selektioniert und die aufeinanderfolgenden Generationen ununterbrochen unter diesen extremen Bedingungen hält, könnte man eine Vererbung erworbener Eigenschaften erwarten. Solche Versuche liegen bisher nur in sehr geringer Zahl vor (vgl. Lesage) und aus den bisherigen Ergebnissen kann man deshalb nur schließen, daß nicht alle erworbenen Merkmale eines Organismus vererbbar sind. Die prinzipielle Unmöglichkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften ist aber ebensowenig bewiesen, wie das Gegenteil.

Dort wo wir die Möglichkeit haben, viele Generationen hintereinander unter extremen Bedingungen zu halten — und das gilt für die niederen Organismen, namentlich für die Bakterien — scheint eine Vererbung erworbener Eigenschaften tatsächlich stattzufinden.

Bekanntlich läßt sich bei Bakterien die Virulenz durch mehrere Passage-Kulturen stark steigern oder abschwächen; es läßt sich durch Gewöhnung die Vergärbarkeit eines vorher unvergärbaren Stoffes erreichen. Die Fähigkeit freien Stickstoff zu assimilieren, kann bei verschiedenen Bacillus amylobacter-Stämmen geweckt werden oder verloren gehen. Ebenso kann man

Bakterien oder Pilzstämme allmählich an neue Wirtspflanzen gewöhnen. Wenn bei Bauer diese induzierten Modifikationen oder Dauermodifikationen bei den Mutationen behandelt werden, so könnte man wohl mit demselben Recht in ihnen auch eine Vererbung erworbener Eigenschaften sehen.

Solche Beispiele könnte man für niedere pflanzliche Organismen noch in großer Zahl anführen. Alle Eigenschaften erscheinen uns bei diesen Formen im höchsten Grade labil und veränderlich. Dieser Unterschied gegenüber den höheren Pflanzen beruht entweder auf einer noch sehr großen Anpassungsfähigkeit, oder vielleicht auch auf der großen Zahl von Generationen, die vor uns vorüberstreicht. Wenn wir die Möglichkeit hätten, auch bei höheren Pflanzen in kurzer Zeit Hunderte von Generationen zu untersuchen, dann würde uns die Spezies oder reine Linie mit ihren Merkmalen vielleicht nicht mehr so konstant erscheinen wie jetzt.

Bei höheren Pflanzen sind Versuche, die eine Vererbung erworbener Eigenschaften zeigen, vielleicht von der Natur selbst ausgeführt worden. Eine Pflanzenart kann in der Natur auf verschiedenen Standorten vorkommen, wenn die Lebensbedingungen ihren Anforderungen genügen. Die Kombination der Außenfaktoren auf den verschiedenen Standorten ist aber natürlich nicht dieselbe. Die Pflanze paßt sich an sie funktionell an und somit entstehen deutlich unterscheidbare Standortsmodifikationen. Wenn eine Vererbung erworbener Eigenschaften in Frage kommt, so müßte man erwarten, daß bei einer langen Besiedlung eines bestimmten Standortes durch die betreffende Pflanzenart diese Modifikationen allmählich erblich fixiert werden und zur Bildung von Standortsarten (Ökotypen) führen. Tatsächlich ist das auch der Fall. Turesson hat eine große Zahl von solchen „Standortsmodifikationen" der verschiedensten Arten untersucht, indem er sie alle auf ein Versuchsfeld verpflanzte, also unter gleiche Bedingungen brachte. Es erwies sich, daß unter diesen gleichen Bedingungen die meisten „Modifikationen" durch Jahre hindurch erhalten blieben. Die Unterschiede glichen sich nicht allmählich aus, sondern blieben in aller Schärfe erhalten — es handelte sich also nicht um Modifikationen, sondern um unter bestimmten ökologischen Bedingungen entstandene Kleinarten. Dabei zeigte es sich, daß die Unterschiede zwischen diesen ökologischen Kleinarten bei verschiedenen Pflanzenarten dieselben waren; so zeichneten sich z. B. die Pflanzen verschiedener Arten auf trockenen Standorten durch Zwergwuchs, Plagiotropie, dicke Cuticula usw. aus, Pflanzen auf Salzboden durch fleischige Blätter, usw. Diese von Turesson als Ökotypen zusammengefaßten Kleinarten zeigen dabei einen vollkommenen Parallelismus zu den funktionellen Anpassungen der Pflanzen, wie sie bei den Modifikationen zum Ausdruck kommen. Die Annahme, daß es

sich bei den Ökotypen tatsächlich um mit der Zeit erblich fixierte, funktionelle Anpassungen handelt, liegt also nahe. Der Autor selbst scheint allerdings einen anderen Standpunkt zu vertreten, wenn er sich auch nicht klar ausspricht. Er nimmt an, daß die Besiedelung des ganzen Gebietes von einer Population aus erfolgte, in der viele reine Linien waren, und daß dann im Kampf ums Dasein auf jedem Standort sich die reine Linie behauptete, die am besten an die lokalen Verhältnisse angepaßt war. Um die Richtigkeit dieser Anschauung zu beweisen, müßte aber zunächst der Nachweis geführt werden, daß die morphologischen Abänderungen auch tatsächlich Selektionwert haben. Der Augenschein allein genügt hier noch nicht. Zweitens würde es sich fragen, wie die verschiedenen reinen Linien in der Population ursprünglich entstanden sind, und weshalb sie nicht schon früher, als die Population die jetzigen Standorte noch nicht besiedelte und sie deshalb eher unzweckmäßige Anpassungen darstellten, nicht vollkommen im Kampf ums Dasein ausgemerzt wurden. Drittens ist es nach der Erklärung von Turesson nur schwer verständlich, daß bei den verschiedensten Pflanzenarten auf gleichen Standorten dieselben erblich fixierten Veränderungen auftreten. Man müßte annehmen, daß in den ursprünglichen Populationen bei den verschiedensten Pflanzenarten stets von vornherein dieselben reinen Linien vorhanden waren. Diese Erscheinung wird aber sofort verständlich, wenn man annimmt, daß die Veränderungen auf die direkte Einwirkung der Außenfaktoren zurückzuführen sind, daß es sich also um erblich fixierte direkte Anpassungen handelt, wobei die Pflanzenarten auf denselben Außenfaktor in ähnlicher Weise reagieren.

Aber wie gesagt, man kann einen überzeugenden Beweis weder für noch wider die Vererbung erworbener Eigenschaften bringen und es wird deshalb letzten Endes fast immer Ansichtssache sein, ob man sich für diese oder jene Entstehungsart der Anpassungen entscheidet.

Gerade dieser Punkt bildet die schwächste Seite des Problems der direkten Anpassungen. Immerhin haben wir so viele indirekte Beweise und eine ganze Reihe von Tatsachen, die nur bei dieser Annahme eine plausible Erklärung finden, daß wir an der Vererbung bestimmter erworbener Eigenschaften (der Anpassungsmerkmale) als Arbeitshypothese auch weiterhin festhalten dürfen (vgl. auch Semon und Wettstein). Denn man darf nicht übersehen, daß auch die anderen Deszendenztheorien eine vielleicht noch größere Zahl von solchen schwachen Stellen aufzuweisen haben, und gerade in deszendenztheoretischer Hinsicht hat auch die moderne Vererbungslehre uns bisher kaum einen Schritt vorwärts gebracht.

II. Teil.

Die Anpassungsmerkmale der Xerophyten.

1. Die morphologischen Xerophyten-Merkmale,

Bevor wir den Versuch machen, die Anpassungsmerkmale der Pflanzen an erschwerte Wasserverhältnisse in ihrer kausalen Bedingtheit zu betrachten, müssen wir uns mit diesen Merkmalen selbst vertraut machen. Wodurch unterscheiden sich die Pflanzen trockener Standorte von denen feuchter? Bei Schimper, der zuerst die Begriffe der Xerophyten und Hygrophyten schärfer faßte, finden wir folgende kurze Charakteristik (S. 4):

„Vorrichtungen zur Förderung der Wasserabgabe sind charakteristisch für Hygrophyten, d. h. diejenigen Gewächse, deren Existenzbedingungen die Gefahr des Austrocknens ausschließen und mit derjenigen einer Stockung des die Nährsalze ihren Verbrauchsorten zuführenden Transpirationsstromes verknüpft sind. Erschwerte Wasserversorgung führte dagegen zur Entstehung von Mitteln zur Förderung der Absorption und zur Verzögerung der Transpiration; mit Vorrichtungen der letzten Art sind die Trockenpflanzen oder Xerophyten ausgerüstet."

Als wichtigste Merkmale der xerophilen Struktur führt er dann folgende an:

„1. Reduktion der Oberfläche bei gleichem Volumen. 2. Reduktion der luftführenden Interzellularen. 3. Zunahme der Gefäße und des Sklerenchyms. 4. Verlängerung der Palisaden. Außerdem häufig aber nicht allgemein: 5. Zunahme der Außenwand der Epidermis an Dicke und Cutingehalt. 6. Einsenkung der Spaltöffnungen. 7. Zunahme luftführender Haare. 8. Auftreten wasserspeichernder Zellen."

Und gleich darauf fügt Schimper noch hinzu:

„Mit Ausnahme der Zunahme des Sklerenchyms und der Verlängerung der Palisaden erscheinen die erwähnten Veränderungen geeignet der Gefahr übermäßigen Wasserverlustes — möge dieselbe durch zu geringe Wasseraufnahme oder zu große Transpiration bedingt sein — entgegenzuwirken."

Wir sehen also, daß es sich bei den aufgezählten Anpassungsmerkmalen ausschließlich um morphologische Merkmale handelt, denen aber eine physiologische Bedeutung zugeschrieben wird und die vom teleologischen Standpunkt aus betrachtet werden.

An dieser Betrachtungsweise hat sich seitdem wenig geändert, nur hat sich die Zahl der xerophilen Merkmale in der

Aufzählung z. B. bei Neger und Warming-Gräbner sehr vergrößert. Außer den bereits genannten werden häufig erwähnt: Einrollung und Faltung der Blätter, Profilstellung oder Resupination der Blätter, spiegelnde Oberfläche, bereifte und lackierte Blätter, Verschleimung von Zellwänden oder Schleimgehalt des Zellsaftes, Konzentration des Zellsaftes und selbst solche Merkmale, wie ätherische Öle und Variationsbewegungen. (Abbildungen s. bei Schimper, Haberlandt, Renner, Neger, Warming-Gräbner).

Alle diese Merkmale sind qualitative und als solche sehr der subjektiven Beurteilung unterworfen, sie kommen auch keineswegs alle einer Pflanze zu. Meist finden wir nur wenige von ihnen gleichzeitig an einer Pflanze ausgebildet. Die einen Merkmale finden sich bei den einen, die anderen bei den anderen Pflanzen. Dadurch wird schon die Beurteilung, ob wir eine Pflanze als xerophytisch bezeichnen sollen oder nicht, sehr erschwert. Die Schwierigkeit wird aber noch größer, wenn wir Pflanzen, bei denen bestimmte xerophytische Merkmale vorhanden sind, auf sehr feuchten Standorten finden. Solche Pflanzen kommen einmal auf feuchten, aber salzhaltigen Böden, (Salzpflanzen oder Halophyten) und außerdem noch auf Hochmooren vor. Sollen wir solche Pflanzen auch noch als Xerophyten bezeichnen? Schimper hat diese Frage bejaht, indem er den morphologischen Merkmalen eine größere Bedeutung zuschrieb als den physikalischen Eigenschaften des Standortes. Um den scheinbaren Widerspruch zu lösen, der in dem Vorkommen der Xerophyten auf nassen Standorten liegt, stellte er die Theorie der physiologischen Trockenheit der Böden auf. Die Standorte sollen in diesen Fällen zwar physikalisch naß sein, die Pflanzen aber doch Wassermangel leiden, weil die Aufnahme des Wassers durch die Anwesenheit von bestimmten Stoffen, Salzen oder Humussäuren erschwert wird. Nachdem aber in neuerer Zeit durch die Arbeiten von Montfort und Stocker gezeigt wurde, daß die physiologische Trockenheit der Böden im Schimperschen Sinne sicher nicht besteht, erscheint die Berechtigung, diese Pflanzen als Xerophyten zu bezeichnen, wieder in Frage gestellt. Wir wollen deshalb vorläufig bis zur Klärung dieser Fragen, um Mißverständnissen vorzubeugen, unter Xerophyten und Hygrophyten Pflanzen trockener und feuchter Standorte unabhängig von ihrem morphologischen Aussehen verstehen. Mit den Ausdrücken xeromorph und hygromorph bezeichnen wir dagegen die Pflanzen, welche die Schimperschen morphologisch-anatomischen Merkmale von Xerophyten resp. Hygrophyten unabhängig von ihrem Standort zeigen. Diese von Montfort vorgeschlagene Bezeichnung ist nur als vorläufige zu betrachten. Zum Schluß der Arbeit kommen wir nochmals auf sie zurück.

Unter den xeromorphen Pflanzen werden wiederum meist zwei ganz verschiedene Gruppen zusammengefaßt, die sich morphologisch und physiologisch ganz anders verhalten: einmal die Sukkulenten — Pflanzen mit fleischigen Blättern und wenig Sklerenchym — und das andere Mal die Sklerophyten — Pflanzen mit geringerem Wassergehalt, die dafür aber sehr viel Sklerenchym aufweisen, die hartes Laub haben oder dürre, harte Stengel und häufig Dornen besitzen. Selbstverständlich sind auch Übergänge zwischen diesen Gruppen vorhanden; doch sind die extremen Formen leicht zu unterscheiden.

Wir sahen, daß man in diesen morphologischen Merkmalen eine zweckmäßige Einrichtung zur Transpirationsherabsetzung erblickte, die den xeromorphen Pflanzen die Möglichkeit geben sollte, mit dem ihnen zur Verfügung stehenden Wasser haushälterisch umzugehen und auf diese Weise an trockeneren Standorten fortzukommen.

Daß die meisten von den genannten Merkmalen im einzelnen die Transpiration herabsetzen, ist unbedingt zugegeben, und dieses ist auch experimentell nachgewiesen worden. So fand z. B. Haberlandt, daß durch die Entfernung der Haare von der Blattoberfläche bei *Stachys lanata*, bei der etwa 120 Haare auf 1 mm^2 kommen, die Transpiration auf das 1,49fache und in der Sonne sogar auf das 2,09fache stieg. Noch größer ist die Bedeutung einer dicken Epidermisaußenwand mit Cuticula, die gerade häufig auf der den Sonnenstrahlen ausgesetzten Oberseite stärker ist als auf der Unterseite, z. B. bei *Vinca minor*, wo die Epidermisaußenwand der Oberseite 5,4 mm, diejenige der Unterseite 3,1 mm beträgt. Die geringe Transpiration von gewissen Pflanzenteilen beruht gerade auf der Undurchlässigkeit dieser Epidermisaußenwand. Sehr schön geht das aus folgendem Versuch von Haberlandt hervor:

Transpiration von 10 cm^2 Oberfläche						
	Aloëblatt			Apfel		
	mit Epidermis	ohne Epidermis	Verhältnis	mit Epidermis	ohne Epidermis	Verhältnis
Nach 3 Stunden	0,022	0,524	1 : 23,5	0,015	0,385	1 : 25,6
Nach 24 Stunden	0,160	2,502	1 : 15,6	0,120	1,802	1 : 15,0

Die Wirkung der Epidermis mit der Cuticula wird häufig noch durch Wachsüberzüge verstärkt. Daß diese auch die Transpiration hemmen, geht daraus hervor, daß Rapsblätter pro dcm^2 und pro Tag mit dem Wachsüberzug 3,6 und 3,03 g Wasser transpirierten, ohne Wachsüberzug dagegen 4,03 und 4,63 g. (F. Haberlandt.) Ähnliche Angaben machte neuerdings auch Cunze. Die Herabsetzung der Transpiration durch eingesenkte

Spaltöffnungen schätzt Renner auf 20—70 %. Die Einro lung des Blattes bei Leersia orizoides setzt die Transpiratio auf etwa die Hälfte herab.

Wir wissen, daß neben der stomatären Transpiration di cuticuläre kaum in Frage kommt. Deshalb muß man auch e warten, daß Pflanzen trockener Standorte im allgemeinen wen ger Spaltöffnungen haben werden, als solche feuchter. Auc dafür finden wir in der Literatur einige Belege für nahe ve wandte Arten, von denen die einen auf feuchten, die andere auf trockenen Standorten stehen.

Nach Czech ist die Zahl der Spaltöffnungen pro qm

bei Populus nigra . .	135	bei Populus alba . . .	315
„ Brassica lyrata . .	400	„ Brassica palustris .	609
„ Veronica chamaedrys	175	„ Veronica Beccabunga	248

Nach Zingeler findet man:

bei Carex-Arten trockener Standorte	50—70	Spaltöffnungen	pro qn
„ „ „ feuchter „	60—160	„	„ ,
„ „ „ in stehend. Gewässern	230—370	„	„ ,

Aber wie wir noch sehen werden, stellen diese der Literatur häufig zitierten Angaben nur Ausna men dar. Gerade bei xeromorphen Pflanzen find man häufig eine außerordentlich große Zahl vc Spaltöffnungen, z. B. bei der sklerophyllen *Olea* 6 Spaltöffnungen pro qmm. Es muß auch bemerkt werde daß viele von den besonders wenig transpirierenden Sukkulent keine besonderen Eigentümlichkeiten der Epidermis oder d Spaltöffnungen aufweisen.

2. Die Transpirationsgröße bei Xerophyten.

Der Nachweis, daß bestimmte Merkmale bei den xeromorph Pflanzen die Transpiration herabsetzen, genügt aber noch nicht Beweis für die Annahme, daß die xeromorphen Gewächse ei geringere Transpiration aufweisen als hygromorphe Pflanz Die Transpiration hängt ja von so vielen Faktoren ab, die v z. T. überhaupt noch nicht kennen, daß eine Beurteilung c Transpirationsgröße nach dem Aussehen der Pflanze sehr wagt ist.

Man ging deshalb neuerdings dazu über, die Transpiratio größe von xero- und hygromorphen Pflanzen durch dire experimentelle Prüfung zu bestimmen. Solche Versuche sind v Maximow und seinen Schülern bei Steppenpflanzen des K kasus ausgeführt worden, von Stocker bei Heide-, Moor- u Strandpflanzen, von Huber bei Sonnen- und Schattenpflanz

Für seine Versuche benutzte Maximow abgeschnittene, in Wasser stehende Sprosse. Da die ausführlichen Tabellen nur in einer russischen Arbeit enthalten sind, so sollen sie hier genauer angeführt werden. Die Außenfaktoren waren bei den einzelnen Versuchen nicht ganz konstant, deshalb wird hinter jedem Namen noch die Temperatur und relative Feuchtigkeit in Klammern angegeben. Die Zahlen sind in g auf die Flächeneinheit oder in Prozenten des Wassergehaltes pro Stunde angegeben:

Tabelle I.

		pro Flächeneinheit	in % d. Wassergehaltes
Mesophyten			
Sisymbrium Loeselii	(22,2 °, 52 %)	0,62	41 %
Lactuca Scariola	(19,4 °, 25 %)	0,95	45 %
Erodium ciconium	(17,0 °, 45 %)	0,70	63 %
Hirschfeldia adpressa		0,41	19 %
Papaver strigosum	(19,6 °, 36 %)	0,40	23 %
Xerophyten			
Zygophyllum Fabago	(22,4 °, 46 %)	0,44	14 %
Gypsophila acutifolia	(23,6 °, 33 %)	0,72	27 %
Alcea ficifolia	(25,2 °, 37 %)	1,02	42 %
Schattenpflanzen			
Lamium album	(23,8 °, 47 %)	0,15	25 %
Lactuca muralis	(23 °, 49 %)	0,28	20 %
Viola odorata	(24,8 °, 43 %)	0,38	54 %
Sonchus oleraceus	(21,8 °, 50 %)	0,42	30 %
Vinca major	(23,8 °, 46 %)	0,44	42 %
Campanula rapunculoides	(22,8 °, 53 %)	0,57	41 %

Tabelle II.

		pro Flächeneinheit	in % d. Wassergehaltes
Unbehaarte oder borstenhaarige Pflanzen			
Verbascum nigrum	(24,0 °, 39 %)	0,42	31 %
Symphytum caucasicum	(24,2 °, 58 %)	0,63	65 %
Phlomis Herba Venti	(27,2 °, 50 %)	0,74	86 %
Coccinia crassifolia	(24,8 °, 50 %)	0,96	48 %
Glaucium luteum	(24,2 °, 58 %)	0,97	42 %
Falcaria Rivini	(24,4 °, 52 %)	1,47	94 %
Stark behaarte Pflanzen			
Phlomis armeniaca	(26,2 °, 50 %)	0,57	45 %
Onopordon Acanthium	(24,8 °, 50 %)	0,60	27 %
Verbascum ovalifolium	(24,0 °, 39 %)	1,06	85 %
Cladochaete candidissima	(24,4 °, 52 %)	1,44	50 %
Stachys Kotschyi	(24,0 °, 39 %)	1,53	143 %

Es ist aus dieser Tabelle nicht schwer zu sehen, daß ein wesentlicher Unterschied zwischen der Transpirationsgröße be Xerophyten und Hygrophyten nicht besteht. Würde man di Werte auf gleiches Sättigungsdefizit der Luft umrechnen, sc ließe sich zeigen, daß in den meisten Fällen die Xerophyter pro Flächeneinheit sogar mehr transpirieren als die Hygrophyten Das gilt z. B. auch für viele behaarte Pflanzen gegenüber der unbehaarten. Auch die Zahlenangaben von Stocker, die weite unten noch angeführt werden, lassen keinen deutlichen Parallelismus zwischen Transpirationsgröße und Xeromorphie der Pflanzen erkennen.

Man könnte nun denken, daß diese Verhältnisse nur für di Versuchsbedingungen gelten, unter denen die Xerophyten keine Wassermangel leiden, daß dagegen am Standort selbst, wo di Pflanze haushälterisch mit dem Wasser umgehen muß, die Wirksamkeit der Transpirationsschutzeinrichtungen erst zur Geltun kommt. Versuche an Standorten mit extremen Xerophyten i Wüsten liegen noch kaum vor, dagegen haben Hesselman und Huber die Transpirationsverhältnisse der Pflanzen a trockeneren und feuchteren Standorten verglichen und kame zu dem Resultat, daß die Pflanzen trockenerer Standorte vi intensiver transpirieren als Pflanzen feuchter Standorte, daß als von einer Transpirationsregulierung bei Xerophyten nichts zu bemerken ist. Denselben Rückschluß zog auch Maximow aus de Verlauf der Transpirationskurve von Xero- und Mesophyten a sonnigen Tagen. Sie ist bei allen Pflanzen sehr ähnlich; da Maximum der Transpiration tritt bei ökologisch verschiedene Pflanzen zu gleicher Zeit ein. Xerophyten gehen also mit de Wasser nicht haushälterischer um als Hygro- oder Mesophyte

Somit müssen wir zu dem Resultat kommen, daß das Tra spirationskriterium nicht zur Beurteilung der Xeromorphie d Pflanzen herangezogen werden kann. Diese Schlußfolgerung g aber nur in bezug auf die Sklerophyten. Bei den Sukkulent dagegen liegen die Verhältnisse wesentlich anders. Bei dies Pflanzen ist die Transpiration tatsächlich eine sehr geringe. handelt sich ja hier meist um Pflanzen, die zu einer gewiss Jahreszeit Wasser aufnehmen, es speichern und dann mit Hil dieser Vorräte die trockene Periode überdauern müssen. Me würdigerweise fehlen gerade diesen Pflanzen mit Ausnahme d Sukkulenz andere xeromorphe Merkmale häufig fast vollkomm

Ein Einwand gegen diese Transpirationsbestimmungen m aber hier noch gemacht werden. Die abgegebene Wassermen wurde stets auf die Flächeneinheit berechnet, indem die V dunstungsgröße proportional der Oberfläche gesetzt wurde. W haben in Teil I S. 47 schon darauf aufmerksam gemacht, d diese Proportionalität nicht besteht und daß auch bei Verd

stung in bewegter Luft die Verdunstungsgröße von der Blattform, Blattgröße und sogar von der Windrichtung abhängt. Das sind alles Faktoren, die sich nicht in die Berechnung einbeziehen lassen, so daß eine exakte Reduktion der Transpirationsgröße auf die Flächeneinheit nicht ausführbar ist. Außerdem wird bei der Berechnung auf die Flächeneinheit nur die Beschaffenheit der Blattoberfläche in Betracht gezogen. Dagegen findet das vielleicht wichtigste xeromorphe Merkmal, das auch Schimper an erster Stelle nennt — die Reduktion der Oberfläche bei gleichem Volumen — überhaupt keine Berücksichtigung. Wie verschieden die Oberflächenentwicklung bei den Pflanzen aber sein kann, ist aus folgenden Tabellen zu ersehen:

Oberflächenentwicklung der verschiedenen Pflanzen im Verhältnis der Oberfläche der transpirierenden Organe zu ihrem Volumen ausgedrückt $\left(\frac{cm^2}{cm^3}\right)$. Nach Huber.

Prenanthes purpurea	200	Erica carnea	66
Chelidonium majus	190	Ruscus aculeatus	60
Oxalis acetosella	167	Loiseleuria procumbens	56
Fagus (Schattenblatt)	153	Empetrum nigrum	53
Larix	133	Helleborus niger	50
Convallaria majalis	125	Daphne laureola	50
Fagus (Sonnenblatt)	123	Pinus austriaca	44
Atropa belladonna	110	Pinus Cembra	44
Quercus pedunculata	109	Pinus montana	42
(Schattenblatt)		Picea excelsa (Schatten)	40
Ceratophyllum (Blätter)	100	Genista radiata	40
Casuarina equisetifolia	100	Ilex aquifolium	40
Syringa vulgaris	91	Ficus elastica	40
Daphne mezereum	80-100	Abies pectinata (Licht)	39
Quercus cerris (junge Blätter)	88	Nerium oleander	38
Quercus pedunculata		Sarothamnus scoparius	34
(Sonnenblatt)	84	Picea excelsa (Licht)	30
Betula verrucosa	84	Spartium junceum (unbelaubt)	20
Buxus sempervirens	82	Opuntia	3
Rhododendron hirsutum	66-80	Echinopsis	1,6
Quercus ilex	70	Euphorbia canadensis	1,5
Abies pectinata (Schatten)	70		

Die nächste Tabelle enthält einige nach den Angaben von Stocker berechnete Werte für die Oberflächenentwicklung im Verhältnis der Oberfläche zum Frischgewicht ausgedrückt $\left(\frac{cm^2}{g}\right)$. (Walter 1925/6.) Der Vergleich der Zahlenangaben für die gemeinsam in beiden Tabellen enthaltenen Pflanzenarten, wie Oxalis, Ilex, Empetrum, Sarothamnus und die Kakteen, zeigt, daß die Übereinstimmung eine gute ist, wir also der Einfachheit halber stets das Frischgewicht an Stelle des Volumens benützen dürfen.

Pflanzenart	korrig. Oberfl.	Gesamtfrischg.	reine Blattoberfl.	Blattfrischg.	Pflanzenart	korrig. Oberfl.	Gesamtfrischg.	reine Blattoberfl.	Blattfrischg.
Cereus spec.	2,4				Andromeda polifolia	42		66	
Cakile maritima	6				Erica tetralix	45			
Sempervivum tectorum	11		11,3		Empetrum nigrum	46			
Salsola Kali	15				Hieracium umbellatum	48	(20)	73	
Salicornia herbacea	15				Caltha palustris	48		75	
Honkenya peploides	16				Molinia coerulea	48		110	
Sedum purpureum	16		16		Hieracium pilosella	50			
Aster Tripolium	18		39		Epilobium angustifolium	50			
Sedum album	20		24		Artemisia maritima	51		86	
Ammophila arenaria	23				Fragaria vesca	57		96	
Atriplex hastatum	24				Arnica montana	59			
Triglochin maritima	24		30		Veronica agrestis	61			
Elymus arenarius	28				Aegopodium podagraria	62		122	
Galium Mollugo	28				Campanula rotundifolia	64		81	
Statice Limonium	29		38		Potentilla palustris	67		120	
Sarothamnus scoparius	30				Calluna vulgaris	69			
Calamagrostis epigeios	31				Viola odorata	72		108	
Genista anglica	32				Asperula odorata	73		125	
Heliochrysum arenarium	35				Viola palustris	83		105	
Eriophorum vaginatum	36				Potentilla silvestris	87		120	
Glyceria maritima	38		127		Anemone nemorosa	88		124	
Senecio vulgaris	39				Corynephorus canescens	91			
Ilex aquifolium	41		59		Oxalis acetosella	115		156	

Weitere Angaben für einige einheimische Sonnen- und Schattenformen findet man in der Arbeit von Dietrich (S. 160).

Will man auch die Oberflächenentwicklung als Anpassungsmerkmal mitberücksichtigen, so muß die Berechnung der Transpirationsgröße auf die Einheit der lebenden Masse ausgeführt werden, also am besten auf 1 g Frischgewicht.

Daß dabei die Ergebnisse wesentlich anders ausfallen, ist unschwer aus den Versuchen von Stocker zu ersehen, wenn man nur die Transpiration auf 1 g Frischgewicht umrechnet. Gleichzeitig tritt damit eine so wesentliche Vereinfachung der Arbeitsweise ein, daß eine Ausführung von vergleichenden Versuchen in größerem Maßstabe wesentlich erleichtert wird.

Vergleichende Transpirationsangaben für Heide- und Moorpflanzen, bezogen auf Erica als Einheit, nach Versuchen von Stocker (aus Walter 1925/6).

Transpiration der Flächeneinheit		Transpiration in Prozenten des Gesamtwassergehaltes		Transpiration berechnet auf das Gesamtfrischgewicht		berechnet auf das Blattfrischgewicht
Cereus spec.	0,4	Cereus spec.	0,01	Cereus spec.	0,018	
Sempervivum tectorum	0,6	Sempervivum tectorum	0,1	Sempervivum tectorum	0,13	0,135
Calluna vulgaris	0,7	Sedum purpureum	0,2	Sedum purpureum	0,37	0,42
Empetrum nigrum	0,8	„ album	0,3	„ album	0,51	0,63
Erica tetralix	1,0	Sarothamnus(unbelaubt)	0,4	Sarothamnus(unbelaubt)	0,56	
Sarothamnus (unbelaubt)	1,0	Ilex aquifolium	0,6	Empetrum nigrum	0,67	
Oxalis acetosella	1,0	Oxalis acetosella	0,7	Ilex aquifolium	0,99	1,41
Ilex aquifolium	1,2	Empetrum nigrum	0,8	Erixa tetralix	1,00	
Sedum purpureum	1,2	Andromeda polifolia	0,8	Andromeda polifolia	1,10	1,82
„ album	1,3	Hieracium umbellatum	0,8	Calluna vulgaris	1,21	ca.1,81
Andromeda polifolia	1,4	Molinia coerulea	0,8	(Viola odorata)	(1,3)	(2,0)
Oxalis acetos. (Schatten)	1,4	Eriophorum vaginatum	0,9	(Oxalis acetosella) (Son.)	(1,5)	(3,2)
Viola odorata	1,5	Erica tetralix	1,0	Genista anglica	1,8	
Aegopodium podagraria	1,7	Hieracium pilosella	1,0	Molinia coerulea	1,95	4,4
Molinia coerulea	1,7	Arnica montana	1,0	Fragaria vesca	2,05	2,6
Hieracium pilosella	1,9	Caltha palustris	1,0	Sarothamnus (belaubt)	2,3	
Asperula odor.(Schatten)	1,9	Viola odorata	1,1	Hieracium pilosella	2,3	
Viola palustris	2,2	Aegopodium podagraria	1,1	Aegopodium podagraria	2,5	5,1
Potentilla silvestris	2,4	Genista anglica	1,1	Eriophorum vaginatum	2,55	
Fragaria vesca	2,4	Calluna vulgaris	1,2	Hieracium umbellatum	2,6	4,5
Arnica montana	2,8	Oxalis acetos. (Schatten)	1,2	Senecio vulgaris	3,1	
Genista anglica	3,2	Sarothamnus (unbelaubt)	1,2	Campanula rotundifolia	3,3	4,5
Senecio vulgaris	3,3	Viola palustris	1,4	Viola palustris	3,5	4,6
Eriophorum vaginatum	3,4	Fragaria vesca	1,4	Oxalis acetosella	3,6	4,7
Campanula rotundifolia	3,4	Potentilla silvestris	1,7	„ „ (Schatten)	3,6	4,8
Hieracium umbellatum	3,6	Campanula rotundifolia	1,7	Arnica montana	3,8	
Potentilla palustris	3,6	Asperula odor. (Schatten)	1,9	Epilobium angustifolum	3,9	7,8
Epilobium angustifolium	3,7	Senecio vulgaris	2,0	Potentilla silvestris	4,0	5,9
Sarothamnus (belaubt)	4,2	Anemone nemorosa	2,0	„ palustris	4,7	7,9
Caltha palustris	4,3	Epilobium angustifolium	2,1	Caltha palustris	4,8	8,5
Anemone nemorosa	4,5	Potentilla palustris	2,5	Veronica agrestis	6,9	
Veronica agrestis	4,6	Anemone nem.(Schatten)	3,0	Asperula odorat.(Schatt)	8,3	14,5
Anemone nem. (Schatt.)	7,4	Veronica agrestis	4,5	Anemone nemorosa (Sonne)	8,4	13,0
				„ „ (Schatt.)	12,8	19,0

Transpiration der Nordsee-Halophyten nach Versuchen von Stocker (aus Walter 1925/6):

Berechnet auf die Flächeneinheit		Berechnet auf das Gesamtfrischgewicht		auf das Blattfrischgewicht
Erica tetralix	1,0	Erica tetralix	1,0	
Artemisia maritima	1,1	Artemisia maritima	1,5	2,5
Fragaria vesca	2,4	Triglochin maritima	1,9	2,4
Suaeda maritima	2,5	Suaeda maritima	2,0	3,3
Glyceria maritima	2,9	Aster Tripolium	2,1	4,6
Triglochin maritima	3,1	Salicornia herbacea	2,2	
Statice Limonium	3,1	Statice Limonium	2,4	3,1
Aster Tripolium	4,3	Glyceria maritima	2,4	8,0
Salicornia herbacea	5,7	Fragaria vesca	2,7	

Weitere Versuche mit gleichzeitiger Berechnung der Transpirationsgröße auf das Frischgewicht und die Oberfläche, aber mit abgeschnittenen Pflanzenteilen, sind von Stocker für die Strandpflanzen der Ostsee (vgl. Walter 1925/6) und von Huber (S. 70—71) für einheimische Gehölze und Gewächshaussukkulenten ausgeführt worden. Auf die Versuche von Dietrich kommen wir noch zu sprechen.

Vergleicht man nun die auf das Frischgewicht berechneten Transpirationsgrößen von Pflanzen verschiedener ökologischer Gruppen, so scheint schon eher ein Parallelismus zwischen der ökologischen Stellung und dem Bau der Pflanze einerseits und der Transpirationsgröße andererseits zu bestehen. Während bei der Berechnung auf die Oberfläche xeromorphe Formen häufig mehr transpirieren als hygromorphe, ist die Transpiration pro Gramm Frischgewicht infolge der geringeren Oberflächenentwicklung bei xeromorphen Formen meistens kleiner. Immerhin genügen die vorliegenden Zahlenangaben noch nicht, um jetzt schon ein endgültiges Urteil über die Zweckmäßigkeit der verschiedenen Berechnungsarten fällen zu können.

Die Zahlen von Maximow konnten in Anbetracht der fehlenden Angaben für das Frischgewicht nicht umgerechnet werden, doch ist es auch bei ihnen sehr wahrscheinlich, daß sie nach der Umrechnung ein ähnliches Ergebnis zeigen würden. Wir konnten aus den Tabellen von Maximow (vgl. S. 33) sehen, daß im allgemeinen die Transpirationsgröße in Prozenten des Wassergehaltes umgerechnet keinen wesentlichen Unterschied bei Hygro- und Xerophyten zeigt. Da aber der Wassergehalt speziell bei Sklerophyten viel geringer ist als bei hygromorphen Pflanzen, so muß die Transpirationsgröße auf das Frischgewicht umgerechnet einen niedrigeren Wert ergeben als bei letzteren.

Somit können wir sagen: das Transpirationskriterium verspricht uns nur dann einen Begriff von den wasserökologischen Verhältnissen einer Pflanze zu geben, wenn wir die Werte auf die lebende Masse des Organismus berechnen, denn die Wasserverhältnisse scheinen in erster Linie die Oberflächenentwicklung der Pflanze zu beeinflussen, während die Beschaffenheit der Oberfläche selbst eine geringere Bedeutung als Anpassungsmerkmal hat. Trotzdem wird in einzelnen Fällen auch die auf die Flächeneinheit berechnete Transpirationsgröße ganz interessante Ergebnisse zeitigen und wir werden diese Werte weiter unten noch häufiger benutzen.

Die Berechnung der Transpirationsgröße in Prozenten des Wassergehaltes ist m. E. nicht sehr zweckmäßig. Sie gibt uns

einen Begriff von der Sparsamkeit, mit der die Pflanze mit ihren Wasservorräten umgeht. Solch eine sparsame Haushaltung kommt aber doch nur in Frage, wo Wasservorräte vorhanden sind — also bei sukkulenten Pflanzen. Der geringe Wassergehalt der Sklerophyten macht es aber schon von vornherein unwahrscheinlich, daß die Anpassung dieser Pflanzen in einem sparsamen Verbrauch der so gut wie nicht vorhandenen Wasservorräte besteht. Zwischen Sukkulenten und Sklerophyten besteht, wie Maximow und Huber mit Recht betonen, in dieser Beziehung ein ganz prinzipieller Unterschied. Die eigentliche Anpassung der Sklerophyten, die es ihnen erlaubt, in den ariden Gebieten Fuß zu fassen, ist in erster Linie in anderen Eigenschaften zu suchen, die Maximow als Dürreresistenz bezeichnet und die, wie wir noch sehen werden, auf besonderen Plasmaeigenschaften beruhen müssen, indem diese Pflanze zeitweilig große Wasserverluste und damit im Zusammenhang eine starke Plasmaentquellung ohne Schädigung ertragen[1]).

Wir sahen im ersten Teil, daß der Wassergehalt einer Pflanze sehr großen Schwankungen unterworfen ist. Während aber die Amplitude dieser Schwankungen bei Hygrophyten nur gering ist und diese Pflanzen schon bei Wassergehaltsabnahmen von wenigen Prozenten welken und eine Schädigung erleiden, können diese Schwankungen bei Xerophyten sehr viel größere sein, ohne daß die Pflanzen zugrunde gehen. Eine vollkommene Austrocknung vertragen dagegen von höheren Pflanzen nur ganz wenige, wie z. B. *Selaginella lepidophylla,* die ganz austrocknen kann, und bei erneuter Befeuchtung doch wieder zu neuem Leben erwacht[2]). Sie würden den extremsten Typus dieser Art von Xerophyten darstellen. Die anderen Pflanzen vertragen solch ein vollkommenes Austrocknen nicht. Wenn sie im Laufe des Tages eine starke Wassergehaltsabnahme aufweisen, so müssen sie diese wieder ausgleichen können, was meist auch in der Nacht geschieht. Es ist deshalb klar, daß diese Pflanzen nur dort vorkommen können, wo sie dauernd die Möglichkeit haben, Wasser dem Boden zu entnehmen. Wir müssen aus diesem Grunde auch die Wasserabsorption dieser Pflanzengruppe etwas näher besprechen.

---

[1]) Diese Ansicht scheint auch durch die Arbeit von Karzel (Jahrb. f. wiss. Bot. 65, 551, 1926) bestätigt zu werden. Er konnte zeigen, daß eine Plasmaentquellung, wie sie bei Plasmolyse eintritt, für Wasserpflanzen fast stets tödlich ist. Andererseits scheinen Pflanzen, die normalerweise Austrocknung vertragen (namentlich Moose) vorübergehende Plasmolyse ohne Schädigung zu überdauern.

[2]) Vielleicht kommt diese Eigenschaft auch einigen einheimischen Farnen wie *Polypodium vulgare* und *Asplenium ruta muraria* zu. Sehr ausgeprägt ist sie bei vielen Moosen und Luftalgen.

3. Die Wasseraufnahme bei Xerophyten.

Wir hatten in der Einleitung darauf hingewiesen, daß die Xerophyten hauptsächlich Pflanzen arider Gebiete sind und in humiden Gebieten nur an Stellen vorkommen, wo durch lokale Veränderungen Verhältnisse geschaffen werden, die denen arider Gebiete ähnlich sind. Obgleich in ariden Gebieten die jährliche Niederschlagsmenge auf eine bestimmte Fläche kleiner ist als die Wassermenge, die von einer gleich großen Wasseroberfläche verdunstet werden könnte, so kann der Boden doch dauernd Wasser enthalten. Das kommt dadurch zustande, daß in den häufig grob dispersen Böden der ariden Gebiete die wenn auch nur geringen Niederschläge leicht versickern. Die obersten Bodenschichten trocknen bald wieder vollkommen aus. Da aber im grobdispersen Boden das Wasser keine kontinuierlichen Wasserfäden bildet, sondern sich in Tropfenform befindet (pendulärer Zustand) (s. Teil I S. 33), so wird es aus den tieferen Schichten nicht an die Oberfläche kapillar gehoben, sondern verbleibt in der Tiefe vor Verdunstung fast vollkommen geschützt[3]). So ist es erklärlich, daß trotz der ungeheueren Verdunstungskraft der Atmosphäre und der geringen Niederschlagsmenge der Boden in bestimmter Tiefe in ariden Gebieten überall dort, wo sich Pflanzen befinden, ziemlich wasserreich zu sein scheint, so weit man nach den vorliegenden Arbeiten urteilen kann[4]).

Zuweilen ist das Wasser erst in großer Tiefe zu finden und die Pflanzen, die es ausnützen wollen, müssen ein tiefgehendes Wurzelsystem besitzen. Das ist auch wiederholt beobachtet worden. So fand Cannon bei einem Baum (*Prosopis velutina*) Wurzeln, die bis zu dem 8 m tiefen Grundwasser reichten; bei *Prosopis juliflorus* in den nordamerikanischen Wüsten wurden bis zu 15,8 m und bei *Aristida pungens* bis 20 m lange Wurzeln beobachtet und dasselbe muß auch bei *Welwitschia mirabilis* und bei den Pflanzen des Hererolandes der Fall sein, wo das Grundwasser außerordentlich tief liegt und eine andere Wasserquelle nicht in Frage kommt. In kleinerem Maßstabe kann man

[3]) Deshalb ist auch die Schwarzbrache in regenarmen Steppengebieten ein wichtiges Hilfsmittel zur Anreicherung des Wassers. Alle Niederschläge verbleiben praktisch im Boden, da infolge des Fehlens der Vegetation selbst im Sommer die Verdunstung von der Bodenoberfläche nur sehr gering ist (vgl. Rotmistroff zit. S. 8).

[4]) Obgleich die Niederschlagsmenge in Wüsten meist sehr klein ist, so stehen wohl der einzelnen Pflanze doch ziemlich erhebliche Wassermengen zur Verfügung, vielleicht sogar größere als bei uns. Die gesamte in den Boden gelangende Wassermenge verteilt sich ja auf nur wenige Individuen, die ihrerseits häufig nur stark reduzierte Transpirationsorgane besitzen.

diese Verhältnisse auch bei uns beobachten, bei Pflanzen, die auf Sanddünen *(Eryngium maritimum, Carex arenaria, Honckenya peploides)* oder auf Schutthalden und Eisenbahndämmen vorkommen. Hannig konnte feststellen, daß bei *Convolvulus arvensis* die Wurzeln unverzweigt und als gleichmäßige Schnüre bis zu 2—4 m Tiefe reichen. Das erlaubt dieser jedenfalls nicht xeromorphen Pflanze an scheinbar ganz trockenen Standorten zu wachsen.

Aber dieses außerordentlich tiefgehende Wurzelsystem scheint bei den Xerophyten gar nicht die Regel zu sein und in Übereinstimmung damit können wir an ihren Standorten in Steppen und Wüsten schon in sehr viel höheren Horizonten Wasser im Boden feststellen. In Wüsten, wie z. B. bei Tucson in Arizona, fanden Livingston und Spalding, daß die obersten Bodenschichten nach einer längeren Trockenperiode natürlich vollkommen staubtrocken sind. Aber schon in 3 cm Tiefe fanden sich 2 % Wasser, in 10—12 cm schon 5—10 %, in 15 cm 13 % und in 35 cm Tiefe sogar 15 % Wasser auf das Volumen des Bodens beim Absetzen im Wasser berechnet. Auch Fitting kommt auf Grund seiner Untersuchungen bei Biskra zu dem Ergebnis, daß die obersten 1—3 m mächtigen Bodenschichten noch so viel Wasser enthalten müssen, daß die meisten in der Wüste wachsenden Pflanzen aus ihnen ihren Wasserbedarf decken können.

Die trockenen eine steppenähnliche Vegetation aufweisenden Standorte in unserem Gebiete zeigen ähnliche Verhältnisse. Kraus fand für die Wellenkalke bei Würzburg, auf denen eine deutlich xeromorphe Vegetation wächst, selbst in den trockensten Zeiten einen Wassergehalt im Boden, der stets viel höher lag als der Wassergehalt von lufttrockenem Boden. Bei unseren Dünen kann man sich leicht davon überzeugen, daß nur die obersten Schichten austrocknen, während die unteren noch ganz feucht sind. Man hat sich bisher viel zu sehr durch den bloßen Augenschein täuschen lassen. Auch ein scheinbar lufttrockener Boden kann noch eine beträchtliche Wassermenge enthalten.

Dieses Bodenwasser in den ariden Gebieten wird aber nicht einmal fest vom Boden zurückgehalten. Wir hatten ja gesehen, daß in grobdispersem Boden fast alles Wasser in Form von Kapillarwasser vorhanden ist (Teil I S. 37). Erst bei einem Wassergehalt von unter 1 % macht sich in diesen Fällen eine nennenswerte Saugkraft des Bodens bemerkbar. Wir kamen damals zu diesem Ergebnis auf Grund von theoretischen Überlegungen. Es soll hier aber gezeigt werden, daß sie ganz mit den experimentellen Befunden von Shull übereinstimmen. Shull benutzte für seine Untersuchungen *Xanthium*-Samen, die sich

durch eine semipermeable Samenschale auszeichnen. Zunächst wurde die Quellungskurve der Samen, d. h. die Abhängigkeit der Wasseraufnahme von der Saugkraft oder der relativen Dampfspannung bestimmt. Zu diesem Zweck wurden die lufttrockenen Samen, die noch etwa 7 % Wasser enthalten, in Salzlösungen mit bekannter Saugkraft gelegt. In 48 Stunden war die Wasseraufnahme der Samen aus den Salzlösungen nahezu

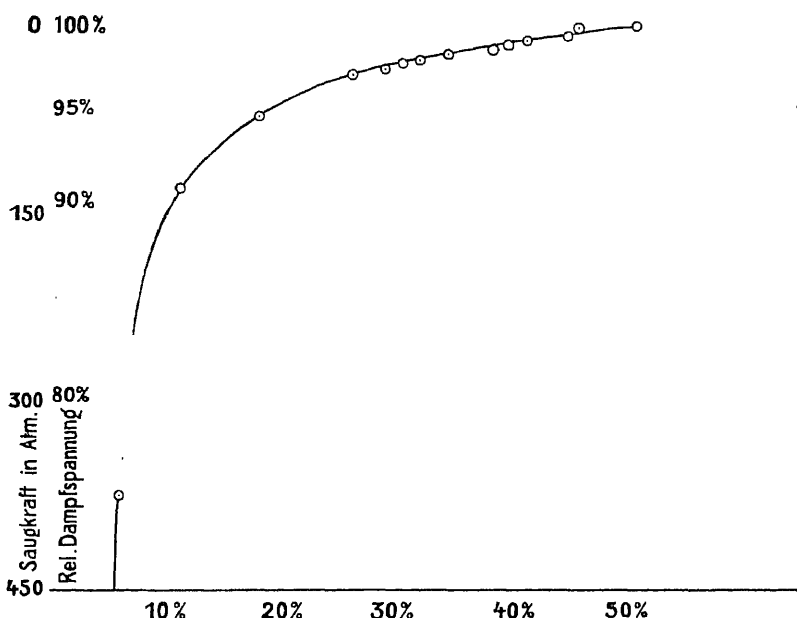


Fig. 1. Wasseraufnahme von Xanthium-Samen in % der lufttrockenen Samen (nach Versuchen von Shull).

beendet. Das aufgenommene Wasser wurde in Prozenten des lufttrockenen Samens berechnet.

Folgende Tabelle auf S. 43 gibt die Resultate wieder.

Stellen wir diese Verhältnisse graphisch dar, so erhalten wir für die Samen eine typische Quellungskurve (s. Fig. 1).

Legt man nun *Xanthium*-Samen in einen Boden mit verschiedenem Wassergehalt und bestimmt die durch die Samen aufgenommene Wassermenge, so kann man beim Vergleich mit den Zahlen der eben angeführten Tabelle einen Rückschluß auf die Kraft, mit der der Boden das Wasser zurückhält, ziehen.

Lösung	Saugkraft	Relative Dampfsp.	Wasseraufnahme
H_2O	0,0 Atm.	100 %	51,58
0,1 Mol *NaCl*	3,8		46,33
0,2 " "	7,6		45,52
0,3 " "	11,4		42,05
0,4 " "	15,2	99 %	40,27
0,5 " "	19,0		38,98
0,6 " "	22,8		35,18
0,7 " "	26,6	98 %	32,85
0,8 " "	30,4		31,12
0,9 " "	34,2		29,79
1,0 " "	38,0	97 %	26,73
2,0 " "	72,0	94,5 %	18,55
4,0 " "	130	91 %	11,76
gesättigte "	375	76 %	6,35
gesättigte *LiCl*	965	ca 35 %	— 0,29

Die Wasseraufnahme aus Sandboden durch *Xanthium*-Samen gestaltet sich folgendermaßen (vgl. Fig. 2):

Wassergehalt d. Sandbodens in Prozenten des Trockengewichtes	Wasseraufnahme der Xanthiumsamen in Prozenten des Lufttrockengewichtes	Saugkraft des Bodens in Atmosphären.
2,14	72,85 (4 Samen keimen)	
1,79	52,06	
1,49	47,46	
1,03	45,64	7
0,81	42,40	11
0,44	33,98	25
0,203	21,81	55
0,175	5,02	
0,159	1,407	
0,14	— 0,306	965

Aus diesen Zahlen geht deutlich in vollkommener Übereinstimmung mit unseren Überlegungen hervor, daß schon bei einer Saugkraft der Wurzel von etwa 10 Atm. die Pflanze dem Boden praktisch alles Wasser entziehen kann. Es verbleibt im Boden weniger als 1 % nicht ausnutzbares Wasser. Eine weitere Steigerung um 10 Atm. würde nur weitere 0,5 % Wasser dem Boden entziehen und selbst bei einer Saugkraft von 1000 Atm. müßte im Boden noch 0,1 % verbleiben.

Vergleichen wir damit einen extrem feindispersen Boden, z. B. strengen Tonboden, so fallen die Zahlen etwas anders aus (vgl. Fig. 2):

solches Wurzelsystem aus dem Boden zu bekommen, gelingt nur unter besonderen Vorsichtsmaßnahmen.

Die verschiedenen Typen von Wurzelsystemen hat bei krautigen Pflanzen Freidenfeldt, bei Nadelbäumen Nobbe und bei Laubbäumen Büsgen untersucht. Freidenfeldt unterscheidet eine große Anzahl verschiedener Typen der Wurzelsysteme und eine Anzahl Sub-Typen. Die Lage der Hauptwurzelmasse zeigt deutliche Beziehungen zu den Wasserverhältnissen im Boden. Pflanzen wie *Anemone nemorosa*, *Majanthemum bifolium*, *Paris quadrifolia* zeigen ein oberflächliches Wurzelsystem, andere auf trockeneren Standorten ein tieferes, z. B. *Reseda luteola*, die *Plantago*-Arten, *Taraxacum officinale* usw. Besonders genau ist diese Frage von Cannon, Markle und vor allen Dingen von Weaver in den nordamerikanischen Wüsten und Steppen untersucht worden. Wir wollen auf seine Ergebnisse deshalb etwas näher eingehen. Einzelheiten müssen in den entsprechenden Arbeiten selbst eingesehen werden.

Untersucht wurden von Weaver 33 Pflanzenarten in den Steppen von Nebraska, die folgende Verhältnisse aufwiesen:

Maximale Wurzeltiefe	Tiefe der Hauptwurzelmasse	Beispiele
bei 6 Pflanzen nicht über 1 m	0,36—0,45 m	Gräser, wie Elymus canadensis 0,54; 0,39 Köhleria cristata 0,54; 0,39 Stipa spartea 0,66; 0,45
bei 9 Pflanzen von 1—2 m	0,5—1,1 m	Andropogon scoparius 1,6; 1,0 Solidago rigida 1,5; 1,0 Verbena stricta 1,3; 1,1
bei 18 Pflanzen (also bei 55%) über 2 m und zwar meist gegen 3 m; bei einigen 5—6 m	1—5 m	Agropyrum repens 2,4; 1,8 Aster multiflorus 2,4; 1,5 Ceanothus ovatus 4,3; 3,3 Rosa arkansana 6,4; 4,8 Solidago canadensis 3,3; 2,4

Die Zahlen hinter den Pflanzennamen geben die maximale Wurzeltiefe und die Tiefe der Hauptwurzelmasse in m an.

Als Beispiel eines Wurzelsystems von diesen Pflanzen sei dasjenige von *Kuhnia glutinosa* angeführt (s. Fig. 3), das gleichzeitig die Abhängigkeit in der Ausbildung des Wurzelsystems von den wasserführenden Bodenschichten zeigt.

Der Boden in diesen Steppengebieten ist tiefgründig und besteht aus Löß vermischt mit Glazialgeschieben bis zu einer

Tiefe von 6 bis 30 m. Die obersten Bodenschichten sind im Sommer fast vollkommen trocken, eine gewisse ständige Wasserführung ist erst in einer Tiefe gleich 1,5 m festzustellen. In Übereinstimmung damit ist das Wurzelsystem der meisten Pflanzen wenig ausgebreitet, dafür aber in die Tiefe gehend. Die flachwurzelnden Pflanzen entwickeln sich nur in den Frühlingsmonaten und machen eine Ruheperiode während der Dürrezeit durch.

Anders liegen die Verhältnisse in bezug auf die Wasserführung des Bodens in den Steppen von Washington. Der Boden hält hier die Niederschläge der Wintermonate zurück und trocknet in der Sommerzeit nur langsam aus. Im Juni enthalten die obersten 15 cm kein Wasser mehr, im Juli sind die obersten 60 cm ausgetrocknet, aber noch im August ist stets Wasser in einer Tiefe von 150 cm vorhanden. Von den hier vorkommenden Pflanzen sind die meisten nicht tiefwurzelnd: 3 Gräser wurzeln ganz flach in den obersten 45 cm, die übrigen zeigen eine Tiefe der Wurzeln von etwa 150 cm, nur wenige dringen bis über 3 m vor. Fig. 4 (S. 48) zeigt einige von diesen Typen.

Wieder anders liegen die Verhältnisse bei Pflanzen der Colorado-Sandböden. Von 19 Pflanzen haben in diesem Gebiet 8 ganz flache Wurzeln

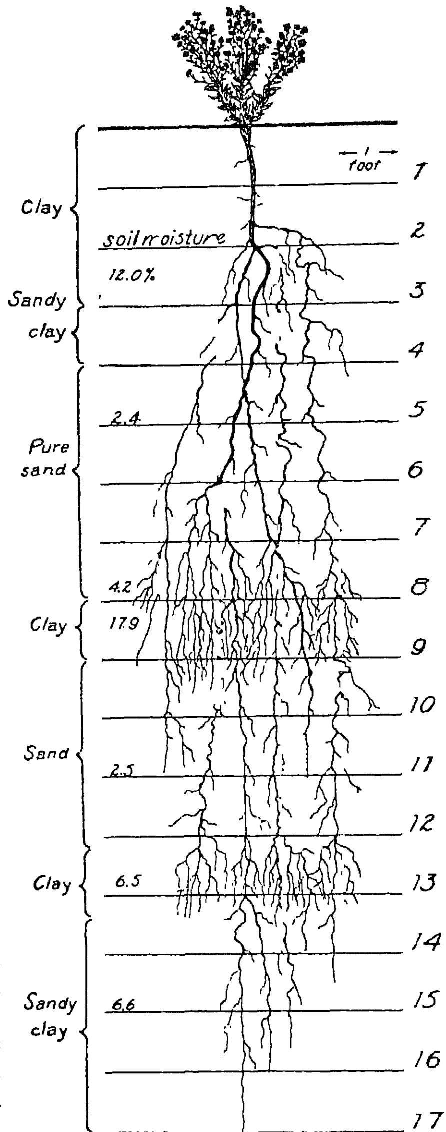


Fig. 3. Wurzelsystem von Kuhnia glutinosa. Die Zahlen der rechten Seite geben die Tiefe in Fuß an (ein Fuß = 30,5 cm), diejenigen der linken dem Wassergehalt des Bodens in den entsprechenden Schichten; ganz links die Bodenbeschaffenheit (clay = Ton, sand = Sand). Nach Weaver.

in den obersten 60 cm. Die Niederschläge sind hier zwar gering, aber sie dringen alle in den Boden ein und eine Verdunstung wird durch die obersten Sandschichten verhindert, so daß schon in 15 cm Tiefe der Boden mehr oder weniger ständig feucht ist.

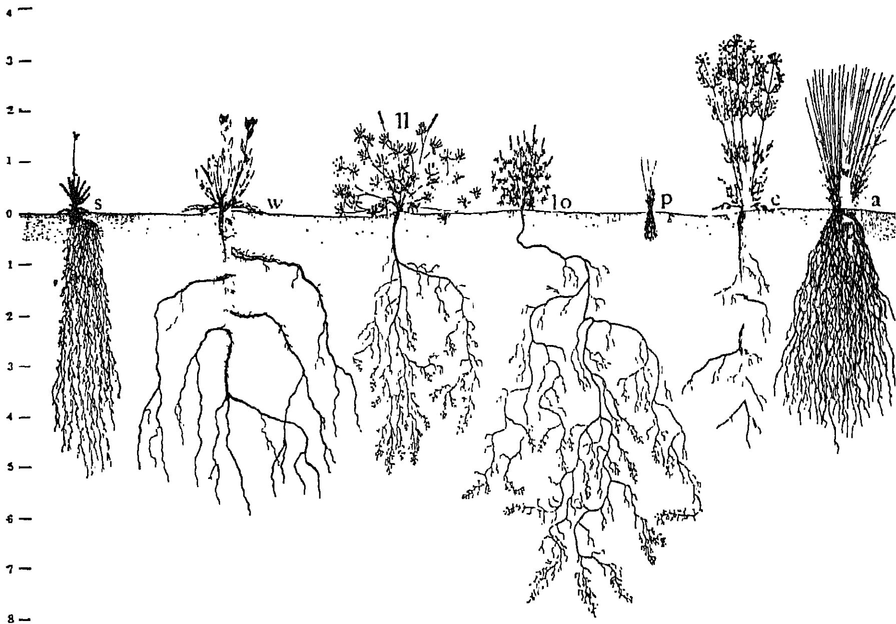


Fig. 4. Schematische Darstellung der Wurzelsysteme einiger Steppenpflanzen (nach Weaver). s = Sievers ciliata, w = Wyethia amplexicaulis, ll = Lupinus leucophyllus, lo = Lupinus ornatus, p = Poa sandberg e = Leptotoenia multifida, a = Agropyrum spicatum. Die Zahlen links geben die Tiefe und Höhe Fuß an (ein Fuß = 30,5 cm).

Aus diesen Untersuchungen geht Folgendes hervor: Die Ausbildung des Wurzelsystems spielt für die ökologische Stellung der Pflanzen eine große Rolle. Man darf nicht alle Pflanzen eines Standortes als unter gleichen Bedingungen stehend ansehen. Die wasserführenden Schichten liegen meist in einer gewissen Tiefe. Je nachdem wie tief nun die Wurzeln einer Pflanze gehen, wird sie entweder großen Wassermangel leiden oder aber Wasser reichlich zur Verfügung haben. Es ist also auch verständlich, daß Pflanzen ein und desselben trockenen Standortes einen sehr verschiedenen Grad der Anpassung an die Trockenheit zeigen können. Deshalb muß bei ökologischen Untersuchungen dem Wurzelsystem eine größere Bedeutung geschenkt werden als bisher, und das gleiche gilt für die Wasser-

führung des Bodens [5]). Alle Steppenpflanzen haben während ihrer Entwicklungszeit stets reichliche Wassermengen im Boden zur Verfügung. Können sie wasserführende Horizonte im Boden nicht erreichen, so schließen sie ihre Entwicklung frühzeitig ab, oder sie machen eine Ruheperiode durch. Eine Ausnahme in dieser Hinsicht bilden nur die Sukkulenten. Als Beispiel wollen wir gewisse Sukkulenten der Arizona-Wüste anführen, vor allen Dingen bestimmte Kakteen. Diese haben ein äußerst merkwürdiges oberflächliches Wurzelsystem, von dem die Fig. 5 (S. 50) einen Begriff gibt. Die absorbierenden Oberflächen der Wurzeln funktionieren nur nach einem Regen. Sie liegen in den obersten 2 cm des Bodens, nehmen rasch das Wasser auf und sterben in der Trockenzeit ab. Diese Pflanzen, die ganz außergewöhnlich große Wasserspeicher besitzen und sich durch eine geringe Transpiration auszeichnen, können mit Hilfe dieser Vorräte die Trockenzeit überdauern, ohne eine Ruheperiode durchzumachen, trotzdem sie keine Möglichkeit haben, Wasser aus dem Boden aufzunehmen.

Bisher hatten wir das Wurzelsystem nur von der qualitativen Seite aus betrachtet. Es ist aber auch der Versuch gemacht worden, quantitativ die Unterschiede bei Xero- und Hygrophyten zu fassen. Stocker hat vorgeschlagen, den Quotienten $\frac{\text{Gesamttranspiration der Pflanze}}{\text{Frischgewicht des Wurzelsystems}}$ zu berechnen und die so gewonnenen Zahlen zur Beurteilung der ökologischen Stellung der Pflanzen zu benützen. Er will die Pflanzen mit großen Koeffizienten als hygrophytische Pflanzen ansehen, die keinen Wassermangel am Standort leiden, Pflanzen mit kleineren Quotienten als xerophytische. Stocker meint, daß diese Zahl einen besseren, wenn auch nur annähernden Anhaltspunkt für die ökologische Beurteilung der Pflanze geben kann als die Transpirationsgröße. Diesem Vorschlage wird man sich ohne weiteres nicht anschließen können, oder man wird eher geneigt sein, die Zahlen umgekehrt zu beurteilen.

Wir können bei einer Pflanze in einem gewissen größeren Zeitraume die transpirierte Wassermenge annähernd gleich der

[5]) Ohne solche spezielle Untersuchungen vermögen wir nichts bestimmtes über die Trockenheit des Standortes auszusagen. Nur wenn man das Wurzelsystem und die Bodenverhältnisse mitberücksichtigt, wird es verständlich, weshalb von allen Baumarten gerade *Robinia pseudacacia* mit besonders zartem Laub als einzige in den südrussischen Steppen gut gedeiht. Dieser Baum hat nicht nur ein tiefgehendes, sondern auch seitlich sich bis zu 20 m ausbreitendes Wurzelsystem. Auf dieselbe Weise läßt sich auch leicht das Vorherrschen der Gräser in den Steppen gegenüber den Dicotylen erklären, denn die Gramineen zeichnen sich zwar nicht durch ein sehr tiefgehendes, aber dafür um so dichteres Wurzelsystem aus. Sie vermögen deshalb das im Steppenboden vorhandene Wasser gut auszunützen (vgl. Rotmistroff, zit. S. 8).

aufgenommenen setzen. Der Quotient von Stocker wäre also identisch mit dem Quotienten $\frac{\text{aufgenommene Wassermenge}}{\text{Wurzelfrischgewicht}}$ d. h. er gibt an, wieviel Wasser ein Gramm Wurzelmasse aufnimmt. Das ist aber nichts anderes als die Leistungsfähigkeit des Wurzelsystems

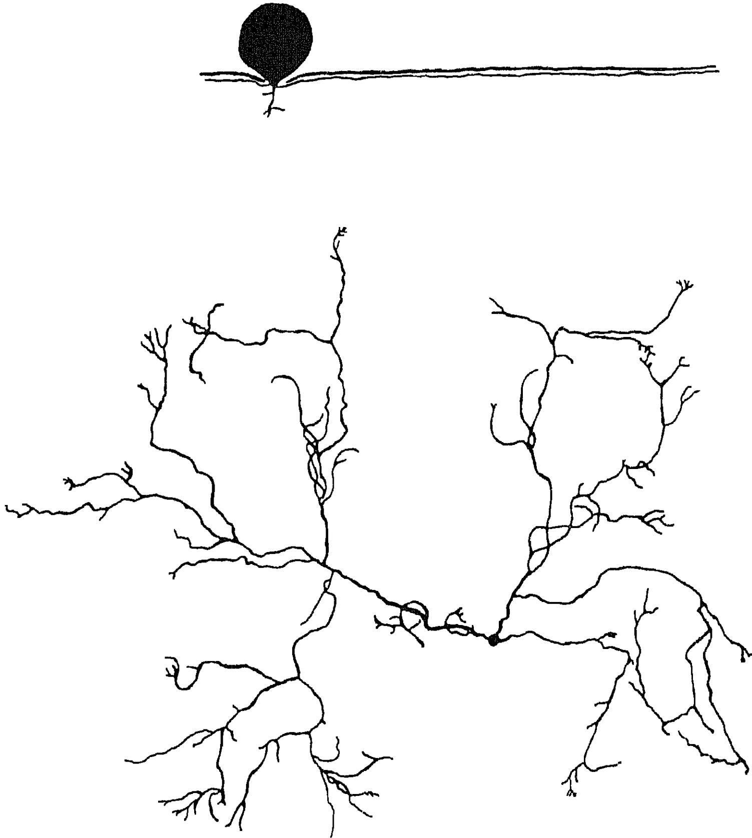


Fig. 6. Wurzelsystem von Echinocactus wislizeni. Vertikale und horizontale Ausdehnung (abgeändert nach Cannon)

und es fragt sich, bei wem die Leistungsfähigkeit der Wurzeln, alle anderen Bedingungen gleich genommen, größer sein wird, bei Xerophyten oder Hygrophyten? Erstere haben ein feines, reich verzweigtes Wurzelsystem mit großer Oberfläche und mit höherem osmotischen Wert des Zellsaftes, also größerer Saugkraft. Letztere dagegen besitzen meist ein weniger ver-

zweigtes Wurzelsystem mit dicken, fleischigen Wurzeln, denen im extremen Falle sogar die Wurzelhaare fehlen können; der osmotische Wert ist wohl immer relativ niedrig. Es ist klar, daß, wenn wir schon diese Berechnung nach dem Vorschlag von Stocker ausführen wollen, wir für die Xerophyten, alle anderen Bedingungen natürlich als gleich vorausgesetzt, einen relativ hohen Wert des Quotienten erwarten müssen und nicht wie Stocker annimmt, einen relativ niederen. Aber die ganze Berechnung scheint schon aus dem Grunde nicht ratsam zu sein, weil die Wasseraufnahme ja meist passiv verläuft, also ganz von der Transpirationsgröße abhängt. Unter für die Transpiration ungünstigen Bedingungen wird bei einem noch so leistungsfähigen Wurzelsystem die Wasseraufnahme doch nur sehr gering bleiben. Dagegen wird die Berechnung des Quotienten zur Entscheidung der Frage, ob ein Boden als physiologisch trocken anzusprechen ist, was ja Stocker in erster Linie bezweckte, gute Dienste leisten.

Die quantitative Bewertung des Wurzelsystems stößt überhaupt auf große Schwierigkeiten. Auch das Verhältnis der oberirdischen Sproßmasse zur Wurzelmasse, das Huber untersuchte, ergibt nur bei nahe verwandten Arten gute Resultate.

Hier können wir im allgemeinen sagen, daß auf trockenen Standorten die relative Wurzelmasse zunimmt. Diese Erscheinung kann aber durch verschiedene Faktoren bedingt werden, wie z. B. durch Lichtwirkung (vgl. Maximow und Lebedinzew), durch geringeren Wassergehalt im Boden usw., wobei maßgebend für den Grad der Ausbildung des Wurzelsystems der Überschuß an Assimilaten gegenüber den aufgenommenen Bodennährsalzen, namentlich des Stickstoffes ist. (Näheres siehe bei Huber.)

Wie vorsichtig man aber auch bei ziemlich nahe verwandten Pflanzen mit der Beurteilung des Wurzelsystems nach dem Frischgewicht sein muß, zeigen folgende von Huber angeführte relative Wurzelmassen:

	Stamm mit Ästen	Wurzeln
Fichte 2jährig	75 %	25 %
Tanne „	55 %	45 %
Kiefer „	87 %	13 %

Danach müßte man die Kiefer, die von diesen 3 Bäumen entschieden die trockensten Standorte besiedeln kann, als relativ schwach bewurzelt ansehen. Vergleicht man aber die Zahlen von Nobbe an einjährigen Pflanzen, so kommt man zu entgegengesetzten Resultaten. Die Gesamtlänge der Wurzeln betrug bei der Tanne etwa 1, bei der Fichte 2 und bei der Kiefer

12 m. Die Wurzeloberfläche stellte ein Quadrat vor mit der Seitenlänge bei der Tanne gleich 49,52, bei der Fichte 64,33 und bei der Kiefer 142,23 mm. Das Bodenvolumen, das die Wurzeln der Kiefer durchziehen, ist viel größer als das der anderen Bäume und wir können auf Grund dieser Befunde ihre verhältnismäßig große Anspruchslosigkeit verstehen. Die relativen Frischgewichtszahlen geben in diesem Falle ein ganz falsches Bild von den tatsächlichen Verhältnissen.

4. Die Wasserleitung bei Xerophyten.

Nachdem wir nun die Transpiration und die Wasseraufnahme bei verschiedenen ökologischen Gruppen besprochen haben, müssen wir noch die Wasserleitung einer kurzen vergleichenden Betrachtung unterwerfen. Schon Schimper führt unter den Merkmalen der Xerophyten eine starke Ausbildung des Gefäßsystems an. Dieses starke Gefäßsystem wäre aber ganz unverständlich, wenn es sich andererseits bei Xerophyten um wenig transpirierende, sparsam mit ihrem Wasser umgehende Pflanzen handelte. Dagegen wird es sofort verständlich, wenn wir diese Anschauung fallen lassen und die Sklerophyten als Pflanzen mit einer relativ starken Wasserdurchströmung auffassen. Wir sahen ja, daß selbst unter gleichen Bedingungen die xeromorphen Pflanzen bei Berechnung auf die Flächeneinheit häufig mehr transpirieren, als hygromorphe Pflanzen. Da aber am Standort bei xerophilen Pflanzen die Transpirationsbedingungen sehr viel günstigere sind als für hygrophile Pflanzen, so muß auch die Transpiration der ersteren am Standorte eine sehr viel stärkere sein, und es ist zu erwarten, daß das Zuleitungssystem bei ihnen sehr viel besser ausgebildet wird. Die Sukkulenten, die sich der üblichen Anschauung über die Xerophyten fügen und wenig transpirieren, haben gleichzeitig meist nur ein sehr kümmerliches Gefäßsystem.

Die Leistungsfähigkeit des Leitungssystems hängt, alle anderen Bedingungen gleich angenommen, ab: 1. von der Größe der Leitflächen und 2. von dem Leitungswiderstande. Wie verhalten sich diese Faktoren bei xerophytischen und hygrophytischen Pflanzen?

Genauere vergleichende Messungen in dieser Richtung an einheimischen Pflanzen hat Huber ausgeführt, von dem wir hier zwei Tabellen anführen wollen, die die Leitfläche, d. h. die Querschnittsfläche der Leitbahnen relativ zur Oberfläche (L:O) und dem Gesamtfrischgewicht des untersuchten Pflanzenteiles (L:G) angeben.

Hygrophilere Pflanzen		*L : O*	*L : G*
Allium ursinum	(Blatt	0,018	0,012
Convallaria majalis	„	0,074	0,091
Oxalis acetosella	„	0,097	0,12
Helleborus niger	„	0,13	0,081
Mercurialis perennis	(Sproß)	0,15	0,11
Asperula odorata	„	0,21	0,16
Cyclamen europaeum	(Blatt)	0,22	0,11
Mittel		**0,12**	**0,10**

Xerophilere Pflanzen			
Scorzonera austriaca	(Blatt)	0,31	—
Clematis recta	„	0,32	0,20
Anemone silvestris	„	0,32	0,22
Hesperis tristis	„	0,38	0,22
Geranium sanguineum	(Sproß)	—	0,32
„ „	(Blatt)	0,52	0,45
Sesleria coerulea	„	0,56	0,31
Iris pumila	„	0,58	0,23
Linaria genistifolia	„	0,67	0,40
Helianthemum canum	(Sproß)	—	0,44
Globularia Willkommii	„	—	0,45
Mittel		**0,48**	**0,32**

Dieselben Verhältnisse finden wir auch bei den Bäumen; die mesomorphen Laubbäume haben im allgemeinen eine viel geringere relative Leitfläche als die xeromorphen Nadel- und Laubhölzer.

Holzart	*L : O*	Holzart	*L : O*
Birke	0,87	Steineiche (Gewächshaus) .	1,12
Zerreiche	0,52	Stechpalme	1,22
Stieleiche	0,22	Buchsstrauch	1,21
Buche	0,15	Efeu (Schattensproß) . . .	0,69
Weißbuche	0,64	Efeu (Sonnensproß) . . .	0,60
Hasel	0,36	Schwarzföhre	1,21
Sommerlinde	0,47	Rotföhre	1,37
Winterlinde	0,35	Fichte	1,14
Bergulme	0,57	Sequoia gigantea	0,47
Feldulme	0,40		

Die mittlere Gefäßgröße scheint allgemein bei xeromorphen Pflanzen klein zu sein, namentlich bei den Bäumen; dadurch muß die Leitfähigkeit etwas fallen. Durch die Vergrößerung der relativen Leitfläche wird aber diese Verringerung wieder aufgehoben und bei Bäumen, die an besonders trockenen Standorten wach-

sen, macht sogar der Leitbahnwiderstand nur die Hälfte von demjenigen bei mesophilen Bäumen aus; denn das Produkt relative Leitfläche × Leitfähigkeit ist bei ihnen bedeutend größer, wie es aus folgendem Beispiel hervorgeht:

	Steineiche	Stieleiche
Leitfläche: dm^2 Blattfläche	1,12	0,22 mm^2
Leitfähigkeit (Farmer)	48	113
Produkt	53,8	24,9

Somit können wir die allgemeine Schlußfolgerung ziehen, daß bei Pflanzen trockener Standorte mit Ausnahme der Sukkulenten ein leistungsfähigeres Wasserleitungssystem anzutreffen ist.

5. Zusammenfassung.

Fassen wir nochmals alles über die Sklerophyten an trokkenen Standorten in diesem Kapitel Ausgeführte zusammen, so können wir sagen, daß sie über gewisse Transpirationsschutzeinrichtungen zu verfügen scheinen, da, auf das Frischgewicht berechnet, ihre Transpiration unter gleichen Bedingungen geringer zu sein scheint als bei hygromorphen Pflanzen. Diese Transpirationseinschränkung, die vielleicht existiert, ist aber jedenfalls nicht hoch zu veranschlagen. Die Sklerophyten sind Pflanzen meist ohne bedeutende Wasserreserven mit einer großen Wasserdurchströmung, die durch ein leistungsfähiges Wurzel- und Leitsystem ermöglicht wird. Diese Pflanzen müssen deshalb auch an scheinbar trockenen Standorten immer genügend Wasser im Boden zur Verfügung haben. Trotzdem aber alle diese Verhältnisse so günstig sind, so reichen sie doch nicht aus, wie wir noch sehen werden, um bei der enormen Verdunstungskraft der Atmosphäre die oberirdischen Pflanzenteile in wassergesättigtem Zustande zu erhalten. Der Wassergehalt der Pflanzen ist großen Schwankungen unterworfen, er nimmt zeitweise ab, der osmotische Wert muß zunehmen und infolgedessen eine Plasmaentquellung eintreten. Die Sklerophyten sind somit Pflanzen, deren Entwicklung zum größten Teil bei mehr oder weniger weit vom Quellungsmaximum entferntem Plasmazustande verläuft. Dieser Umstand muß aber einen Einfluß auf alle physiologischen Funktionen der Pflanze ausüben; ebenso können die morphologischen Wachstumsvorgänge nicht unbeeinflußt bleiben. Somit muß auch morphologisch ein Unterschied zwischen Pflanzen trockener und feuchter Standorte oder richtiger, zwischen Pflanzen mit stark und kaum entquollenem Plasma vorhanden sein. Auf diese Weise haben wir auch die Möglichkeit, das

Problem der morphologischen Anpassungen von der kausalen Seite her in Angriff zu nehmen.

Die bisherigen experimentellen ökologischen Untersuchungen leiden noch sehr unter der zu einseitigen Beurteilung der Verhältnisse nach den Ergebnissen der Transpirationsversuche. Es ist verständlich, daß man sich bei den physiologischen Untersuchungen in erster Linie der Transpiration zuwandte; denn sie ist für uns am leichtesten bestimmbar. Aber die Transpirationsgröße allein gibt uns doch noch keinen Begriff von den Wasserverhältnissen, unter denen sich die Pflanze befindet, ebensowenig wie wir die Wirtschaftslage eines Betriebes beurteilen können, wenn wir allein die Ausgabenseite kennen. Da wir aber nicht in der Lage sind, gleichzeitig mit den Transpirationsmessungen auch die Wasseraufnahme der Pflanzen unter natürlichen Verhältnissen zu bestimmen, so können wir uns ein Bild von der Wasserbilanz und somit auch von den tatsächlichen Wasserverhältnissen, unter denen sich die Pflanze befindet, nur auf Grund ihres Sättigungszustandes machen [6]). Als Maß für diesen Sättigungszustand können wir den osmotischen Wert des Zellsaftes benützen. Somit muß der osmotische Wert der Pflanzen uns das beste Kriterium für die Beurteilung der ökologischen Verhältnisse in bezug auf das Wasser geben.

---

[6]) Für die Wasserverhältnisse maßgebend ist die Transpirationsgröße nur dann, wenn die Pflanzen kein Wasser aufzunehmen vermögen. Das gilt z. B. für unsere Bäume im Winter während der Kälteperiode. Je geringer in diesen Fällen die Transpiration ist, desto längere Frostperioden werden die Pflanzen ertragen können. Daß solche Beziehungen tatsächlich bestehen, konnte Iwanow zeigen. Je weiter nach Norden eine Baumart vordringt, desto relativ geringer ist im allgemeinen ihre Transpiration im Winter gleichgültig, ob es sich um immergrüne Nadelhölzer oder laubabwerfende Baumarten handelt.

III. Teil.

Vergleich der funktionellen und der ökologischen Anpassungen.

1. Die quantitativen xeromorphen Merkmale.

Wenn man die Anpassungen, die die Pflanzen an die verschiedenen Wasserverhältnisse ihrer Standorte zeigen, kausal betrachtet, d. h. ihre Entstehung durch die Wasserverhältnisse erklären will, so wird man stets zunächst mit der einzelnen Pflanze beginnen und sich fragen, was für Veränderungen treten bei ein- und derselben Pflanze oder bei Pflanzen derselben Art ein, wenn wir sie einmal unter günstigen und ein anderes Mal unter ungünstigen Wasserverhältnissen halten. Werden die eintretenden funktionellen Anpassungen in derselben Richtung liegen, wie die erblich fixierten ökologischen Anpassungen bei Hygro- resp. Xerophyten oder nicht?

Um diese Frage genau beantworten zu können, müssen wir den Begriff der xeromorphen Anpassungsmerkmale noch genauer zu fassen suchen. Wir sagten, daß in den meisten ökologischen Arbeiten eine große Zahl von solchen Merkmalen aufgezählt wird, aber diese Merkmale sind meist qualitativer Natur und sehr stark der subjektiven Beurteilung des Einzelnen unterworfen. Außerdem sind diese Merkmale aber sicher stets bis zu einem gewissen Grade durch die Stellung, die die Pflanze im natürlichen System einnimmt, bedingt. Konvergenzerscheinungen, die im Habitus die verschiedene systematische Stellung der Pflanzen ganz verdecken können, kommen nur selten vor. Das auffälligste Beispiel in dieser Hinsicht sind ja die amerikanischen säulenförmigen Kakteen und die afrikanischen säulenförmigen Euphorbiaceen. Diese morphologisch so ähnlichen Formen unterscheiden sich fast nur durch die stets sehr wenig veränderlichen Eigenschaften wie Blütenbau, gewisse anatomische Eigentümlichkeiten (Milchröhren) usw. Diese Merkmale, die nicht in direkter Abhängigkeit von den Außenfaktoren stehen, werden durch letztere auch wenig beeinflußt und bleiben bei den Pflanzen an den verschiedensten Standorten meist unverändert erhalten. Sie werden deshalb in erster Linie für die Aufstellung des Systems benützt. Stark durch die Standortsfaktoren beeinflußt werden vor allen Dingen die Organe, die der Ernährung der Pflanze dienen, und die direkt von den Außenfaktoren abhängen, in unserem Falle also die Organe, die Wasser aufnehmen, leiten und abgeben. Aber auch diese Organe werden je nach der systematischen

Stellung der Pflanze meistens in verschiedener Weise auf die veränderten Lebensbedingungen reagieren. An trockenen Standorten werden die einen mehr zum sukkulenten Typus hinneigen (z. B. die Chenopodiaceen, Crassulaceen usw.), die anderen mehr zum Sklerophytentypus (z. B. Leguminosen, Rosaceen, Ericaceen usw.) und auch innerhalb dieser Gruppen wird jede Pflanze, die eine andere Stellung im System einnimmt, bei ihren ökologischen Anpassungsmerkmalen stets noch gewisse Eigentümlichkeiten aufweisen, die, man kann sagen, durch ihre spezifische Struktur bedingt sind und sich nur schwer von den eigentlichen Anpassungsmerkmalen trennen lassen. Es sei z. B. darauf hingewiesen, daß in einzelnen Fällen systematisch bedingte Merkmale auch Anpassungsmerkmale vortäuschen können, z. B. die eigenartigen Juncus-Formen mit ganz reduzierten Blättern, die äußerlich eine große Ähnlichkeit mit besenförmigen Sklerophyten, wie *Spartium junceum*, haben, oder die Schachtelhalme, die auffallend an die *Casuarina*-Sprosse erinnern. Diese Ähnlichkeiten sind aber doch nur äußerliche; denn schneiden wir die Stengel durch, so gewahren wir einen vollkommen verschiedenen anatomischen Bau; solche Interzellularräume wie bei *Juncus* und *Equisetum*, findet man bei Sklerophyten nicht.

Alles das macht es ganz unmöglich, gewisse Merkmale zu nennen, nach denen wir mit Sicherheit Xerophyten erkennen können und man ist bei der Beurteilung häufig gezwungen, nach einem gewissen Gefühl zu handeln, indem man den Gesamteindruck, den die Pflanze habituell auf uns macht, in Betracht zieht. Daß dabei oft weitgehende Meinungsverschiedenheiten zutage treten, ist nicht weiter verwunderlich. Deshalb war man auch bestrebt, gewisse quantitative objektive Merkmale zu finden, wie z. B. die Transpirationsgröße, die eine eindeutige Beurteilung möglich machen. Wie wir sahen, führten aber diese Versuche bisher zu keinem bestimmten Ergebnis.

Von ähnlichen Überlegungen ausgehend unternahm es deshalb Keller, nahe verwandte Pflanzen, die aber zu verschiedenen ökologischen Gruppen gehören, vergleichend quantitativ anatomisch zu untersuchen. Es lag nahe, anzunehmen, daß dabei die eigentlichen Anpassungsmerkmale schärfer hervortreten würden.

Die quantitativ vergleichend anatomischen Untersuchungen scheinen zuerst durch Salenski angeregt worden zu sein. Jedenfalls wird in den russischen Arbeiten stets eine Arbeit von Salenski aus dem Jahre 1904 zitiert, die aber leider nicht im Original eingesehen werden konnte. So viel man aus den Zitaten ersieht, scheint Salenski auf bestimmte Gesetzmäßigkeiten in der quantitativen Anatomie der Pflanze hingewiesen zu haben, auf Eigenschaften, die miteinander korrelativ verbunden sind.

So geht z. B. eine Vergrößerung der Zahl der Spaltöffnungen stets Hand in Hand mit einer Verdichtung der Blattnervatur, Verkleinerung der einzelnen Zellen usw.

Für seine Untersuchungen benützte Keller je drei ökologisch verschiedene *Asperula*- und *Galium*-Arten. Von den *Asperula*-Arten ist *A. odorata* eine hygrophile Pflanze der feuchten Wälder, *A. glauca* dagegen eine typische Pflanze der Steppen und nackten Kalkböden, *A. tinctoria* nimmt zwischen beiden eine Mittelstellung ein. Von den *Galium*-Arten ist wiederum *G. cruciata* hygrophil, *G. verum* könnte man als xerophil ansprechen, da es häufig in Rußland in Wiesensteppen oder auf Sandböden vorkommt. *G. rubioides* wiederum nimmt eine Zwischenstellung ein, wobei aber bemerkt werden muß, daß die extremen Formen bei *Galium* lange nicht so weit voneinander entfernt sind wie bei *Asperula*.

Schon qualitativ zeichnen sich die xeromorphen Formen durch bestimmte Eigentümlichkeiten aus, die ganz allgemein als xeromorphe Anpassungen gedeutet werden: die Blätter nehmen eine mehr nadelförmige Gestalt an, ihre Ränder sind z. T. nach unten eingerollt, die Blattlamina wird bedeutend dicker, die Cuticula ist verdickt und das Palisadengewebe stark ausgebildet (vgl. die Abb. bei Keller 1925).

Viel besser als diese mehr qualitativen Merkmale sind einige quantitative zu fassen, von denen Keller die Dichte der Blattnervatur, die Zahl der Spaltöffnungen und die Größe der Epidermiszellen herausgriff. In der Tabelle werden nur die Mittel-

Asperula		Gesamtlänge der Nerven in mm auf 1 cm² Oberfläche	Zahl der Spaltöffnungen auf 1 mm² Oberfläche		Größe der Epidermiszellen d. Blattoberseite in mm²
			Oberseite	Unterseite	
odorata	I	316		63	0,0057
	II	308		49,3	0,0064
tinctoria	I	581	86,1	97,7	—
	II	703	96	150,3	—
glauca	I	1075		385	0,0051
	II	1206	41	499,2*	0,0038

Galium				
cruciata	I	449	75,2	0,0026
	II	451	105	0,0021
rubioides	I	476	153,5	0,0022
	II	444*	134,6	0,0024
verum	I	1119	504	0,0028
	II	1203	367,5	0,0027

* In der entsprechenden Tabelle von Keller (1925) sind an dieser Stelle die Zahlen verdruckt.

werte angeführt. Für die Messungen wurden je 2 Pflanzen (I und II) verwendet, die meist von verschiedenen Fundorten stammten (vgl. Tabelle S. 58).

Die Gesetzmäßigkeit geht aus dieser Tabelle, obgleich die Zahl der Messungen nicht groß ist, deutlich hervor bei *Asperula* besser als bei *Galium*. Mit zunehmender Xerophilie wird die Blattnervatur dichter, die Zahl der Spaltöffnungen nimmt zu und die Größe der Epidermiszellen nimmt ab (bei *Galium* bleibt sie nahezu konstant). Gleichzeitig zeigen die Spaltöffnungen die Tendenz, auf die Oberseite überzugehen, das Blatt neigt also dem isolateralen Typus zu. Ebenso zeigt auch das physiologische Verhalten eine ganz bestimmte Gesetzmäßigkeit. Untersucht wurde die Transpiration, wobei die Berechnung auf die Oberflächeneinheit des Blattes vorgenommen wurde.

Zunächst wurde das Verhältnis der Transpiration pro Flächeneinheit bei *Asperula glauca* und *A. odorata* bestimmt. Die Versuche wurden mit abgeschnittenen, in Wasser gestellten Sprossen ausgeführt.

In diffusem Licht im Gewächshaus verhielt sich die Transpiration pro Flächeneinheit von *Asperula glauca* zu *A. odorata* wie 100:32, bei einem anderen Versuch wie 100:51. *Asperula glauca*, die xerophilere Form, transpirierte also pro Flächeneinheit deutlich mehr. Auch im direkten Sonnenlicht und im Freien änderte sich dieses Verhalten nicht. Die Transpiration von *A. glauca* verhielt sich in einem diesbezüglichen Versuch zu derjenigen von *A. odorata* wie 100:38.

Wir sahen, daß *Asperula tinctoria* anatomisch eine deutliche Mittelstellung zwischen *A. glauca* und *A. odorata* einnimmt. Diese Mittelstellung nimmt die Pflanze auch physiologisch ein. Bei einem Versuch in direktem Sonnenlicht im Gewächshaus verhielt sich die Transpiration während zwei aufeinander folgenden halben Stunden wie:

	I	II
Asperula glauca	100	100
„ tinctoria	81	67
„ odorata	54	54

Zu denselben Ergebnissen führten auch die Versuche mit *Galium*-Arten. Die Transpiration pro Flächeneinheit verhielt sich bei *Galium verum* und *G. cruciata* im Freien und in der Sonne wie 100:46 und 100:53, im Schatten wie 100:33.

Während also die xerophilen Formen sowohl innerhalb der Gattung *Asperula* wie auch *Galium* stets stärker transpirieren, verhalten sich ökologisch gleiche Arten der beiden Gattungen ziemlich gleich. Das Verhältnis der Transpiration von *Asperula glauca* zu derjenigen von *Galium verum* ist im Mittel gleich 100:84, von *Asperula odorata* zu *Galium cruciata* wie 100:114.

Somit können wir als Ergebnis dieser vergleichend anatomisch-physiologischen Untersuchungen von Keller in Übereinstimmung mit Salenski die Schlußfolgerung ziehen, daß xerophilere Formen sich in quantitativer Hinsicht von hygrophileren durch eine dichtere Blattnervatur, größere Zahl von Spaltöffnungen, kleinere Epidermiszellen und eine im allgemeinen größere Transpiration pro Flächeneinheit auszeichnen. Diese Gesetzmäßigkeiten werden natürlich nur dann scharf hervortreten, wenn wir nahe verwandte Arten miteinander vergleichen.

Berechnungen der Transpiration auf das Frischgewicht sind bei Keller leider nicht vorhanden. Wenn man sich aber seine Abbildungen ansieht, so bemerkt man, daß die Oberflächenentwicklung bei den xerophilen Formen mehrere Male kleiner sein muß als bei den hygrophilen. Infolgedessen ist auch anzunehmen, daß die Transpiration pro Frischgewicht bei den xerophilen Formen geringer ausfallen würde, oder sich nur unwesentlich unterscheidet.

Diese hier genannten Gesetzmäßigkeiten gelten aber nicht nur für *Asperula*- und *Galium*-Arten, sondern finden sich bei anderen Pflanzen immer wieder.

Maximow und Alexandrow weisen auf die größere Zahl der Spaltöffnungen bei Xerophyten hin. Auch die Messungen von Stocker zeigen deutlich, daß die kleinste Zahl der Spaltöffnungen sich bei den Sukkulenten findet, die auch in dieser Hinsicht sich ganz anders verhalten; darauf folgen die hygromorphen Pflanzen, während die xeromorphen Pflanzen eine sehr große Zahl von Spaltöffnungen pro Flächeneinheit aufweisen. Dasselbe geht auch aus der Arbeit von Dietrich hervor. Die einzigen anders lautenden Angaben von Czech und Zingeler, die häufig zitiert werden, können an dieser allgemeinen Gesetzmäßigkeit nichts ändern[1]).

Vergleichende Untersuchungen über die Blattnervatur hat an einer sehr großen Zahl von Pflanzen Salenski ausgeführt: die geringste Länge der Gefäßbündel pro cm^2 Oberfläche findet er bei Wasserpflanzen, sie beträgt hier 100—143 mm, darauf folgen Pflanzen feuchter und schattiger Laubwälder (170 bis 400 mm). Noch größer ist die Gefäßlänge bei Mesophyten lichter Wälder und Waldwiesen und schließlich die größte Dichte erreicht die Blattnervatur bei typischen Steppenpflanzen. Hier beträgt die Gefäßbündellänge pro qcm Oberfläche fast stets über 1000 mm. Dabei ist es interessant, festzustellen, daß in Übereinstimmung mit den Angaben von Keller innerhalb einer Gat-

[1]) Es wäre nicht ausgeschlossen, daß bei Wasser- und Sumpfpflanzen wiederum eine Umkehr dieser Verhältnisse eintritt und sich dadurch die widerspruchsvollen Angaben erklären lassen (vgl. Anmerkung S. 63).

tung bei Arten verschiedener ökologischer Gruppen die Dichte der Nervatur großen Schwankungen unterworfen ist. So beträgt z. B. bei *Geranium Robertianum* die Gefäßbündellänge pro qcm 388 mm, bei *Geranium sanguineum* dagegen, das an trockeneren Standorten wächst, 860 mm.

Daß schließlich die Größe der einzelnen Zellelemente mit zunehmender Xerophilie abnimmt, davon kann sich jeder leicht durch eigene Anschauung bei vergleichend anatomischen Untersuchungen überzeugen. Sieht man sich die Tabelle von Stocker an, so wird man unschwer feststellen können, daß, abgesehen von einigen wenigen Ausnahmen, die Länge des Spaltes in μ sich umgekehrt porportional der Zahl der Spaltöffnungen pro qmm verhält, d. h. aber, daß die Schließzellen und somit wohl auch die Epidermiszellen bei Pflanzen mit zahlreichen Spalten, also auch xeromorphen Pflanzen, kleiner sind.

Über die Transpiration pro Flächeneinheit hatten wir schon ausführlich gesprochen und erwähnt, daß tatsächlich die neueren Untersuchungen zu dem Ergebnis geführt haben, daß soweit bei den vorhandenen Fehlerquellen überhaupt sich ein Urteil fällen läßt, die nicht sukkulenten xeromorphen Pflanzen häufig pro Flächeneinheit stärker transpirieren. Die Ericaceen, die nach Stocker relativ wenig transpirieren, stellen eine systematisch zu isoliert stehende Gruppe vor, als daß man sie ohne weiteres mit anderen xeromorphen Pflanzen vergleichen könnte.

Wir müssen also auf Grund der bisher bekannten Tatsachen sagen, daß eine dichte Blattnervatur, große Zahl der Spaltöffnungen und Verkleinerung der Zellelemente mit einer relativ hohen Transpiration pro Flächeneinheit — gute und charakteristische Merkmale für die nicht sukkulenten Xerophyten sind. Dabei scheinen diese Merkmale stets mehr oder weniger korrelativ verbunden zu sein, sodaß man auf Grund eines gefundenen Merkmales meist schon auf die anderen schließen darf.

Jetzt haben wir auch die Möglichkeit, zu beurteilen, ob die Veränderungen, die bei relativ trocken aufwachsenden Pflanzen im Vergleich zu Pflanzen, die feucht gehalten werden, eintreten, in der Richtung der xeromorphen Anpassungen liegen oder nicht, ob also die funktionellen Anpassungen mit den ökologischen übereinstimmen. Wir können uns dabei auf quantitative Zahlenangaben stützen, die vollkommen objektiv und frei von einer subjektiven Beurteilung sind.

2. Die funktionellen Anpassungen an die Wasserverhältnisse.

Daß in Abhängigkeit von den Wasserverhältnissen, unter denen die Pflanze wächst, eine häufig ziemlich weitgehende habituelle Änderung eintritt, ist bekannt. Ebenso weiß man auch,

daß im allgemeinen die funktionellen Anpassungen eine bestimmte Ähnlichkeit mit den ökologischen Anpassungen besitzen. Schimper sagt, indem er auf die bekannten Kulturversuche von Wiesner und Lothelier in feuchter und trockener Luft hinweist: „Durch Kultur in sehr feuchter Luft erhalten die Xerophyten, soweit sie letztere ertragen, eine ganz abweichende, derjenigen der Hygrophyten sich nähernde Struktur", und umgekehrt kann man auch von Hygrophyten sagen, daß sie bei trockener Kultur den Xerophyten ähnlicher werden (vgl. auch Kohl). Die blattlosen Sprosse von *Sarothamnus* und *Ulex* entwickeln in feuchter Luft reich beblätterte Sprosse; die Dornen von *Ulex* und ebenso von *Prunus spinosa* können unter diesen Bedingungen nahezu verschwinden. Dasselbe kann man nach Marloth in der freien Natur beobachten: die in der Karroo fast blattlosen *Polygala*- und *Mundia*-Arten tragen in den feuchten Küstengebieten Blätter. Mit wenigen Ausnahmen werden Wachsüberzüge nach Cunze in feuchter Luft kaum ausgebildet, erscheinen aber an den jungen Teilen nach Übertragung in einen trockenen Raum gleich wieder.

Besonders auffallend sind diese habituellen Abänderungen bei den amphibischen Pflanzen, die die Fähigkeit haben als Hydrophyten und Hygrophyten zu leben. In schwächerem Maße kommt diese Fähigkeit aber auch typischen Landpflanzen zu, wenn sie in submersem Zustande zu wachsen gezwungen sind, Das konnte z. B. Schenck für *Cardamine pratensis*, Cholodnyj für *Lysimachia nummularia* zeigen.

Diese Beispiele könnten noch vermehrt werden, aber es handelt sich in allen diesen Fällen wiederum um qualitative Abänderungen, die mit den allgemeinen xerophytischen und hygrophytischen Merkmalen verglichen werden. Wir haben aber gesehen, daß wir für die Xerophyten ganz bestimmte quantitative Merkmale nennen können, die unabhängig von der systematischen Stellung der Pflanzen sind. Können wir solche Abänderungen auch bei den funktionellen Anpassungen finden?

Eine Antwort auf diese Frage gibt uns eine in dieser Hinsicht vorbildliche Arbeit von Rippel, der Pflanzen von *Sinapis alba* unter möglichst gleichmäßigen Bedingungen kultivierte und nur den Wassergehalt des Bodens in den Vegetationsgefäßen variierte. Bei der Feuchtkultur wurde der Wassergehalt des Bodens auf 55 % der Kapazität gehalten, bei der Trockenkultur auf 25 %. Sonst befanden sich die Pflanzen unter gleichen Bedingungen.

Folgende morphologisch-anatomische Abweichungen konnten bei den in Trockenkultur gehaltenen Pflanzen festgestellt werden:

1. Verzwergung der einzelnen Pflanzen und der einzelnen Teile, wie es aus folgenden Zahlen zu ersehen ist:

	Bei der Wasserkapazität: 25 %	40 %	55 %
Höhe der Pflanzen	16 cm	28 cm	34 cm
Größte Blattlänge	7—8 cm	10—12 cm	14—15 cm

2. Zunahme der Nervenlänge in cm pro qcm Blattfläche. Sie beträgt:

Bei Trockenkultur	92,6 cm ± 2,48
Bei Feuchtkultur	63,3 cm ± 1,48
Differenz	29,3 cm ± 2,89

Die Verdichtung der Blattnervatur tritt aber beim Senf normalerweise stets schon an ein- und derselben Pflanze mit fortschreitender Insertionshöhe der Blätter auf, nur tritt sie bei Trockenpflanzen schon früher und intensiver ein als bei Feuchtpflanzen. Man muß deshalb zum Vergleich immer gleichwertige Blätter nehmen.

3. Zunahme der Zahl der Spaltöffnungen pro mm^2 Blattfläche. Folgende Zahlen können als Beispiel dienen:

	Blattoberseite	Blattunterseite
Trockenkultur .	143,1 ± 2,45	357,8 ± 4,69
Feuchtkultur .	84,3 ± 2,2	276,7 ± 5,33
Differenz	58,8 ± 3,36	81,1 ± 7,10

4. Abnahme der Größe der einzelnen Zellelemente. Diese Regel erstreckt sich auf alle Zellen; die meisten Messungen sind mit den Epidermiszellen der Blattoberseite ausgeführt, z. B.:

	I	II
Trockenkultur	2268 μ^2 ± 137,2	1428 μ^2 ± 44,8
Feuchtkultur	3584 μ^2 ± 151,2	4676 μ^2 ± 201,6

Auch hier gilt dasselbe, was schon bei der Nervatur gesagt wurde, daß dieselbe Änderung schon an einer Pflanze mit zunehmender Insertionshöhe zu beobachten ist. Als Beispiel können folgende Größen der Epidermiszellen dienen:

Pflanze I { Blatt 2 — 9016 μ^2; Blatt 4 — 3584 μ^2 }   Pflanze III { Blatt 4 — 4676 μ^2; Blatt 8 — 968 μ^2 }

Diese Ergebnisse von Rippel sind eine Bestätigung der Angaben von Sorauer und Heuser. Mit ihnen stimmen auch die Befunde von Alexandrow überein[2]).

---

[2]) Nicht anders wie Trockenheit des Bodens wirkt auch Lufttrockenheit auf die anatomisch-morphologische Struktur der Pflanze. Maximow (zit. im Worwort) erwäh[illegible] Versuche von Lebedinzewa mit Bohnen, aus denen hervorgeht, daß Pflanzen, die bei 64 % Luft-

Alexandrow versuchte die Wasserverhältnisse der Pflanzen zu variieren, indem er sie einfach zu verschiedenen Zeiten aussäte. Die meteorologischen Verhältnisse liegen in Tiflis, wo die Versuche ausgeführt wurden, so, daß die Trockenheit im Laufe des Sommers immer mehr zunimmt und die extremsten Verhältnisse im Spätsommer und Frühherbst erreicht werden. Je später man die Pflanzen aussät, unter desto ungünstigeren Wasserverhältnissen wird die Entwicklung der Pflanzen vor sich gehen. Als Versuchspflanzen dienten Alexandrow *Helianthus annuus* und *Atriplex hortensis*, zwei habituell sehr verschiedene Pflanzen. Einige Messungen wurden auch mit Weizen ausgeführt. Die Ergebnisse der Messungen stimmen ganz mit denen von Rippel überein: die Zahl der Spaltöffnungen pro Flächeneinheit nimmt desto mehr zu, je später die Pflanze ausgesät ist, d. h. unter je trockeneren Bedingungen sie sich entwickelt hat. Die Größe der einzelnen anatomischen Elemente nimmt dagegen ab. Die Insertionshöhe des Blattes macht sich ebenfalls in demselben Sinne bemerkbar, wie bei den Messungen von Rippel.

Außerdem hat Alexandrow auch die physiologische Seite des Problems und zwar die Transpirationsgröße bei Pflanzen, die an verschiedene Wasserverhältnisse angepaßt waren, untersucht. Er variierte die Bodenfeuchtigkeit in den Vegetationsgefäßen (minimale Feuchtigkeit = 40 % der Kapazität, optimale = 60 % der Kapazität) und die Belichtung (volle Besonnung und Schatten). Außerdem wurden die Pflanzen zu verschiedenen Zeiten im Jahre ausgesät.

Die Pflanzen einer Art zeigten deutliche morphologisch-anatomische Unterschiede, je nach den Bedingungen, unter denen sie aufwuchsen. Als Versuchsobjekte dienten verschiedene ökologische Typen wie *Helianthus*, *Atriplex laci-*

---

feuchtigkeit aufwuchsen, gegenüber Pflanzen bei 92 % Luftfeuchtigkeit eine Zunahme der Nervaturdichte um 20 % und der Spaltöffnungszahl um 24 % zeigten. Erhöht man die Luftfeuchtigkeit noch weiter und hält man die Pflanzen in wasserdampfgesättigtem Raum, so nimmt die Nervaturdichte nicht ab, sondern kann bis zu 100—120 % zunehmen. Es tritt also eine noch nicht geklärte Umkehr der Verhältnisse ein, auf die vielleicht die Widersprüche in der Literatur zurückzuführen sind. Ähnliche Wirkungen wie trockene Luft und Boden hat auch ein periodisches Welken der Pflanzen. Nach Tumanow nimmt auch hierbei bei *Helianthus annuus* die Dichte der Nervatur um 24 %, die Zahl der Spalten um 35 % zu, die Größe der Spalten aber um 16 % ab. Erhöht man den Wasserverbrauch der Pflanze durch stärkere Belichtung, so hat das nach Maximow wiederum dieselbe Wirkung wie Erschwerung der Wasserverhältnisse. Bohnenpflanzen wurden im Gewächshaus einmal 1 m und ein anderes Mal 3 m von einer elektrischen Lichtquelle gehalten. Die Spaltöffnungszahl war bei den ersteren Pflanzen 4 mal größer, die Epidermiszellen 3—4 mal kleiner und die Nervatur dichter als bei den schwächer belichteten Pflanzen.

niatum, A. hortensis, Datura Stramonium, Carthamus tinctorius, Amaranthus retroflexus, Zygophyllum Fabago, Portulaca oleracea. Es ließen sich also in bezug auf die Transpirationsgröße nicht nur xerophytische und mesophytische Pflanzen untereinander vergleichen, sondern auch Individuen derselben Art, die aber funktionell verschieden angepaßt waren. Die Berechnungen der Transpirationsgrößen wurden pro Flächeneinheit ausgeführt, sie ergaben aber keine ganz eindeutigen Ergebnisse. Die Transpirationsmessungen selbst wurden unter gleichen Bedingungen ausgeführt.

Im allgemeinen transpirierten bei den Versuchen von Alexandrow die xerophytischen oder an xerophytische Bedingungen angepaßten Pflanzen pro Flächeneinheit stärker als mesophytische, namentlich unter die Transpiration fördernden Bedingungen. In Übereinstimmung damit fand auch Rübel, der das Transpirationsvermögen von *Helianthus annuus* nach der Kobaltpapiermethode untersuchte, bei Sonnenpflanzen Werte gleich 87% und 68% für die Unter- und Oberseite der Blätter, während die entsprechenden Zahlen bei Schattenpflanzen um 20%, resp. 10% geringer waren.

Verglich dagegen Alexandrow Pflanzen, die alle im Schatten oder unter wenig extremen Bedingungen aufgewachsen waren, so zeigten häufig die mesomorphen Pflanzen eine etwas stärkere Transpiration, namentlich, wenn der Versuch selbst unter für die Transpiration wenig günstigen Bedingungen ausgeführt wurde. Ähnliche Ergebnisse hat schon Bonnier erhalten und sie werden durch die Arbeit von Dietrich vollkommen bestätigt.

Auf Grund ihrer sorgfältigen Messungen der relativen Transpiration bei einigen einheimischen Sonnen- und Schattenpflanzen und bei Sonnen- und Schattenformen derselben Pflanzenarten kommt Dietrich zu dem Ergebnis, daß für jede Pflanze ein gewisses Optimum der Transpirationsbedingungen in bezug auf die Größe der relativen Transpiration besteht. Bei Sonnenpflanzen liegt dieses Optimum relativ hoch, sie transpirieren deshalb in der Sonne relativ mehr, bei Schattenpflanzen liegt das Optimum niedrig und ihre relative Transpiration ist bei geringer Evaporation, also im Schatten, am größten. Dasselbe gilt auch für Sonnen- und Schattenformen einer Art. Auf diese Weise wird es auch verständlich, daß ganz allgemein in der Sonne die Sonnenform, im Schatten die Schattenform bei Berechnung auf die Flächeneinheit mehr transpiriert. Bei Berechnung der Transpirationsgröße auf das Frischgewicht, sind im Schatten die Schattenformen noch mehr den Sonnenformen überlegen, in der Sonne dagegen ist die Überlegenheit der Schatten-

formen so ziemlich aufgehoben. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangte Senn in bezug auf Alpen- und Ebenenpflanzen[3]).

Die niedrige Lage des Optimums der relativen Transpiration bei Schattenarten und Schattenformen ist bei den Versuchen von Dietrich wohl hauptsächlich darauf zurückzuführen, daß unter für die Transpiration günstigen Bedingungen, diese Pflanzen nicht mehr ganz wassergesättigt sind, daß sich also das „incipient drying" bei ihnen besonders bemerkbar macht. Anhaltspunkte für die Ansicht, daß es sich um eine durch Spaltöffnungen bedingte Regulation handelt, finden wir nicht, wohl wissen wir aber aus den Arbeiten von Maximow und Iljin (s. Teil I S. 79), daß Wassergehaltsabnahmen bei Pflanzen unter günstigen Transpirationsbedingungen eine allgemein verbreitete Erscheinung sind. Daß dieses auch für die klimatischen Bedingungen gilt, wie sie bei uns herrschen, geht aus den schönen Messungen der Schwellungsperiode von Kraus hervor. Nicht nur die Baumstämme zeigen im Laufe des Tages kein konstantes Volumen, sondern auch an Blättern, Blütenknospen und Blütenteilen, sowie jungen Früchten läßt sich eine deutliche Änderung der Längen- und Durchmesserdimensionen in Abhängigkeit von den jeweiligen Transpirationsverhältnissen beobachten. Wie fein die Pflanze im Wassergehalt der Blätter auf die Außenbedingungen unter natürlichen Verhältnissen reagiert, kann man aus den Untersuchungen von Thoday über die Blattflächenkontraktionen bei *Helianthus*-Blättern ersehen. Schon ganz vorübergehende Bewölkung oder ein ganz kurzer Regenschauer haben eine Ausdehnung der Blattfläche, also auch Wassergehaltszunahme zur Folge.

3. Die funktionellen Anpassungen bei Teilen ein und derselben Pflanze.

Wir haben bisher hauptsächlich auf die verschiedene Ausbildung von Pflanzenindividuen geachtet, die unter verschiedenen Bedingungen aufgewachsen sind. Es ist anzunehmen, daß Teile ein und derselben Pflanze, die unter verschiedenen Wasserverhältnissen sich entwickeln, ähnliche Unterschiede zeigen.

Das ist tatsächlich der Fall.

Besonders bekannt sind ja in dieser Hinsicht die Sonnen- und Schattenblätter unserer Bäume, die zuerst bei der Buche festgestellt wurden, späterhin aber bei sehr vielen anderen Arten bald in ausgeprägterer, bald in weniger ausgeprägter Form beobachtet worden sind (vgl. insbesondere Schramm).

---

[3]) Auch Huber (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 43, 551, 1926) kommt zu demselben Resultat, daß bei gleicher Erschwerung der Wasserversorgung die Lichtholzarten ihre Transpiration weniger einschränken als Schattenholzarten.

Die Merkmale, durch die sich die Sonnenblätter von den Schattenblättern unterscheiden, sind qualitativ und quantitativ wiederum dieselben wie bei den funktionell angepaßten Pflanzen: kleine Blätter, größere Blattdicke, größere Palisaden, kleinere Interzellularen, kleinere Zellelemente, größere Zahl der Zellelemente z. B. Spaltöffnungen pro Flächeneinheit, größere Dichte der Blattnervatur. Rippel erwähnt allerdings, daß bei seinen Trockenpflanzen die Blattdicke nicht größer war und vor allen Dingen das mechanische System sich als reduziert erwies. Dieses kommt vielleicht dadurch zustande, daß die Trockenpflanzen bei Rippel nicht mehr Licht genossen, sondern eher weniger als die Schattenpflanzen. Bei gleicher Lichtintensität und geringerer Feuchtigkeit wird die Assimilation sicher gehemmt werden (vgl. Teil I S. 95 und Dastur 1925). Dadurch muß die Produktion an Assimilaten bei den Trockenpflanzen geringer ausfallen und es ist möglich, daß aus diesem Grunde die trockensubstanzreichen mechanischen Gewebe und das Assimilationsgewebe nicht voll zur Ausbildung gelangen.

Die Oberflächenentwicklung ist bei Sonnenblättern geringer als bei Schattenblättern. Huber führt folgende Zahlen in $\frac{cm^2}{cm^3}$ an.

	Sonnenblatt	Schattenblatt
Buche . .	123	153
Stieleiche .	84	109
Tanne . . .	39	70
Fichte . .	30	40

Die Zahl der Spaltöffnungen betrug nach Huber bei Sonnenblättern der Stieleiche 430 pro qmm, bei Schattenblättern 280 pro qmm. Die Transpiration pro g Frischgewicht scheint in wassergesättigtem Zustande bei Sonnenblättern kleiner zu sein, bei Berechnung auf die Flächeneinheit dagegen größer (vgl. Burgerstein II S. 65—68). Auch bei Sonnenblättern immergrüner Pflanzen fand Hessmer stets eine größere Zahl der Spaltöffnungen pro Flächeneinheit als bei Schattenpflanzen. Ebenso ist die Dichte der Blattnervatur bei Sonnenblättern größer, wie es aus den Messungen von Schuster hervorgeht. Von 30 untersuchten Pflanzenarten wiesen 27 eine dichtere Nervatur der Sonnenblätter auf, 2 Pflanzenarten zeigten keinen Unterschied der Blätter und nur bei *Oxalis corniculata* war die Nervatur des Schattenblattes dichter als diejenige des Sonnenblattes. Sonst betrug die Dichte der Nervatur des Schattenblattes etwa 55 bis 87% derjenigen des Sonnenblattes; nur *Forsythia* wies einen

geringeren Unterschied (95%) auf. Weitere zahlreiche Angaben, die mit den angeführten übereinstimmen, findet man bei Schramm und Hesselmann. Eine größere Zahl von Spaltöffnungen bei Sonnenblättern sollen auch Sampson und Allen gefunden haben (vgl. Rywosch 1925).

Bei den Sonnen- und Schattenblättern sind zwar außer den Wasserverhältnissen auch die Beleuchtungsverhältnisse verschieden, trotzdem werden wir die morphologischen Änderungen in erster Linie auf die Wasserverhältnisse zurückführen. Das Licht dürfte hauptsächlich durch die Transpirationssteigerung eine Wirkung ausüben [1]). Wir werden aber auch sehen, daß die reine Lichtwirkung zum Teil derjenigen von Trockenheit gleich kommen muß.

Aber nicht nur bei Bäumen werden sich die Blätter einer Pflanze unter verschiedenen Wasserverhältnissen befinden, auch bei krautigen Pflanzen wird man diese Beobachtung machen können. Die Blätter sind bei ihnen ja in verschiedener Höhe inseriert. Wir wissen aber, daß die relative Feuchtigkeit, die Temperatur, und namentlich der Wind in der Nähe der Erdoberfläche schon bei einem Höhenunterschiede von wenigen Zentimetern beträchtliche Größenunterschiede aufweisen können (vgl. Kraus (1911) und Stocker (1923a)).

Die Blätter ein und derselben Pflanze befinden sich somit unter verschiedenen klimatischen Bedingungen, die unteren zumeist in feuchterer, die oberen in trockenerer Luft. Zudem entwickeln sich die unteren immer früher, zu einer Zeit, in der die Wasserverhältnisse noch im Ganzen günstiger sind. Außerdem sind sie häufig von anderen Pflanzen oder von den oberen Blättern beschattet und befinden sich in größerer Nähe des wasserliefernden Wurzelsystems.

Es wird deshalb z. T. verständlich, daß die höheren Blätter, wie es schon aus den Versuchen von Rippel und Alexandrow hervorgeht, immer xeromorphere Strukturen aufweisen. Auch die Transpiration pro Flächeneinheit ist bei höher inserierten Blättern bei gleicher Wasserversorgung größer.

Sehr genau hat diese Verhältnisse Yapp bei *Filipendula Ulmaria* untersucht. Die Unterschiede bei den verschieden hoch inserierten Blättern waren hier sehr bedeutend und lagen in derselben Richtung wie bei Pflanzen verschiedener Standorte. Es

[1]) Vgl. Anmerkung S. 63. Von den Veränderungen, wie sie bei etiolierten Pflanzen auftreten, die teils auf den vollkommenen Lichtmangel, teils auf den Hungerzustand der nicht assimilierenden Pflanzen zurückzuführen sind, sehen wir hier ab. Es handelt sich dabei schon mehr um pathologische Veränderungen.

seien hier nur einige Messungen wiedergegeben, die sich auf die Spaltöffnungszahl pro qmm beziehen:

Blatt von unten		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Spaltöffnungszahl	I	221	221	224	226	240	255	302	348			
" "	II	239	283	273	350	360	372					
" "	III	393	303	313	322	313	352	482	440	543	678	807

Blatt von unten		12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Spaltöffnungszahl	III	776	856	945	934	928	1095	1188	1293	1083	1090

Pflanze I war eine Sumpfpflanze, Pflanze II wuchs unter viel trockeneren Bedingungen, Pflanze III wuchs in einem Garten und war sehr gut entwickelt. Alle Pflanzen zeigen dieselbe Gesetzmäßigkeit, ein Ansteigen der Spaltöffnungszahl mit zunehmender Insertionshöhe. Zugleich wurden die einzelnen Schließzellen kleiner, ebenso auch die anderen Zellelemente. Sehr deutlich machte sich außerdem eine zunehmende Behaarung bemerkbar. Die Außenbedingungen, unter denen sich die Blätter der einzelnen Pflanzen je nach der Insertionshöhe befanden, waren sicher nicht gleich. Messungen der Evaporationsgröße, die Yapp vorher ausgeführt hatte, zeigten, daß auf einer Sumpfwiese die Verdunstung in verschiedener Höhe vom Erdboden sehr große Unterschiede aufweist.

Evaporimeter, die sich in einer Entfernung von 135 cm, 65 cm und 12 cm vom Erdboden befanden, zeigten ein Verhältnis der Verdunstungsgröße im Mittel von 8 Tagen im Juli wie 100:37,6:10,1 und im August und September wie 100:28:3,2.

Es liegt deshalb nahe, diese Außenfaktoren für die ungleiche Ausbildung der Blätter in verschiedener Höhe verantwortlich zu machen, aber die experimentelle Änderung der Blattstruktur gelingt nur sehr schwer. In noch so trockener Luft bleiben die untersten Blätter doch unbehaart, die behaarten dagegen behalten die Haare bei, selbst wenn sie sich bei geringen Lichtintensitäten und in feuchter Luft entwickeln müssen.

Aber nicht bei allen Pflanzen ist es so. Bei *Epilobium hirsutum* und *Mentha aquatica* gelang es, die Behaarung durch Kultur im feuchten Raum vollkommen zu unterdrücken[5]) (vgl. auch Kohl).

[5]) In dieser Hinsicht ist es interessant festzustellen, daß sogar innerhalb einer Gattung die Verhältnisse verschieden liegen können, indem die Merkmale bald fest fixiert sind, bald eine weitgehende Abhängigkeit vom Standort zeigen. In *Hegi* (Illustrierte Flora von Mitteleuropa IV S. 772) finden wir in bezug auf die Rubus-Arten folgendes gesagt: „Die Laub-

So sehen wir, daß ein und dasselbe Merkmal, das deutlich in bestimmten Beziehungen zu den Wasserverhältnissen steht, bei verschiedenen Pflanzen sich nicht gleich zu verhalten braucht. Bei den einen ist es noch eine reine funktionelle Anpassung, die nur unter bestimmten Bedingungen zur Ausbildung kommt. Bei den anderen Pflanzen tritt unter natürlichen Bedingungen dieses Merkmal ebenfalls unter bestimmten Wasserverhältnissen auf und macht auf uns zuerst ebenfalls den Eindruck einer funktionellen Anpassung, aber es ist im Entwicklungsgang der Pflanzen bereits fixiert und kommt auch zur Ausbildung, wenn wir die Pflanze unter andere in der Natur normalerweise nicht verwirklichte Bedingungen bringen. Und wie steht es nun mit anderen Merkmalen, mit der Größe der Zellelemente und der Dichte der Blattnervatur? Auch diese zeigen eine gesetzmäßige Änderung mit der Insertionshöhe des Blattes, also mit fortschreitender Entwicklung, die sicher in den meisten Fällen bei den einzelnen Pflanzen fixiert ist. Aber auch hier gibt es gleitende Übergänge. Alexandrow konnte diese Merkmale deutlich experimentell beeinflussen, indem er sozusagen die inneren Faktoren änderte, die für die Wasserversorgung eines Blattes maßgebend sind. Das durch das Wurzelsystem aufgenommene Wasser wird von allen Blättern der Pflanze zusammen verbraucht. Durch plötzliches Entfernen des größten Teiles der Blätter, wird das Aufnahmevermögen des Wurzelsystems nicht geändert, dagegen der Wasserverbrauch der oberirdischen Teile stark herabgesetzt. Deshalb müssen die übriggebliebenen Blätter und vor allen Dingen die wachsenden Teile unter sehr viel günstigeren Wasserverhältnissen stehen.

Alexandrow benützte für seine Versuche *Ipomea purpurea* und *Bryonia dioica*. Diese Pflanzen zog er durch Entfernung der Seitenknospen in unverzweigtem Zustande (bis zu 8 m lang). Von Zeit zu Zeit wurden dann sämtliche Blätter bis

blätter sind 3- bis 5zählig gefingert und bei einzelnen Arten recht verschieden nach Konsistenz, Form und Bekleidung. Letztere zeigt oft eine gewisse Abhängigkeit vom Feuchtigkeitsgrad und der Sonnenbestrahlung des Standorts. In manchen Fällen wird der die Blätter unterseits bekleidende, aus Büschelhaaren bestehende Filz an sonnigen trockenen Stellen so dicht, daß die Blattunterseite rein weiß erscheint, während die Blätter der betreffenden Art am normalen schattigen und feuchten Standort lockere graugrüne Bekleidung zeigen, die an sehr feuchten Orten bis auf wenige zerstreute Haare reduziert werden kann. Bei anderen Arten dagegen ist die Behaarung unabhängig vom Standort. Auch Größe und Konsistenz der Blättchen werden häufig nicht unwesentlich von dem Feuchtigkeitsgrad und der Beschattung des Standortes beeinflußt. Daß die Mannigfaltigkeit in der Gestalt der Blättchen ... nicht bloß als eine durch den Standort bedingte fluktuierende Abänderung gedeutet werden kann, ergibt die Beobachtung, daß am gleichen Standort wachsende Individuen recht extreme Blättchenform aufweisen können."

auf die jüngsten entfernt und bei ihnen und bei den neu zuwachsenden die Zahl und Größe der einzelnen Zellelemente bestimmt. Je ein Beispiel von *Bryonia dioica* und *Ipomea purpurea* sei in den Tabellen S. 73 auszugsweise angeführt.

Die Zahlen sind großen Schwankungen unterworfen, die z. T. innerhalb der wahrscheinlichen Fehler liegen dürften, z. T. aber wohl auf die wechselnden Außenbedingungen zurückzuführen sind. Die zwischen den vertikalen gestrichelten Linien (s. Tabellen und Fig. 6) befindlichen Blätter wurden stets gleichzeitig entfernt. Die Änderung in der anatomischen Struktur der neuzuwachsenden Blätter ist unverkennbar; jedesmal nach der Entfernung der alten Blätter tritt in den neugebildeten eine Abnahme der Zahl und Zunahme der Größe der einzelnen Zellelemente ein. Die entsprechenden Kurven zeigen bei graphischer Darstellung einen deutlichen gegensinnigen Verlauf. Nicht immer tritt diese Erscheinung gleich beim ersten Blatt der neuen Periode auf. Namentlich bei Bryonia nicht. Hier zeigen die nächsten Blätter häufig noch Übergangscharakter, oder bilden die Fortsetzung der ersten Periode. Diese Blätter waren ja bereits angelegt, bevor die anderen entfernt wurden. Sie haben also ihr Embryonalstadium noch unter ungünstigen Wasserverhältnissen durchgemacht und das zeigt sich noch beim erwachsenen Blatt. Alexandrow macht darauf aufmerksam, daß man bei diesen Blättern kleine und große Spaltöffnungen bemerken konnte. Die kleinen waren wohl noch die zuerst angelegten.

Das sind einige mit Zahlen belegte Beispiele. Ähnliche Beobachtungen können wir aber in der Natur und im Gartenbau auf Schritt und Tritt machen. Die Blätter einer jungen und einer alten Pflanze weisen stets bestimmte Unterschiede auf. Sind diese Unterschiede nicht nur anatomischer, sondern auch auffällig morphologischer Natur, so spricht man von Primärblättern oder Jugendformen und Sekundärblättern oder Folgeformen. Es ist nun eine lang bekannte Tatsache, daß nach dem Zurückschneiden eines Baumes und namentlich auch bei Stockausschlägen die neuen kräftigen Triebe stets Blätter tragen, die sich der Jugendform nähern. Als ein sehr auffälliges Beispiel sei hier die Zitterpappel genannt. Die Zusammenhänge mit der Wasserversorgung der Blätter sind hier unverkennbar. Aus den Untersuchungen von Nordhausen wissen wir auch, daß an jedem Jahrestrieb die unteren Blätter mehr Schattenblattcharakter, die höheren mehr Sonnenblattcharakter tragen. Diese unteren Blätter müssen sich ja beim Austreiben, wenn der Baum „in Saft steht", unter besonders günstigen Wasserverhältnissen entwickeln. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Johannistrieben, die schon zu einer viel trockeneren Jahreszeit aus-

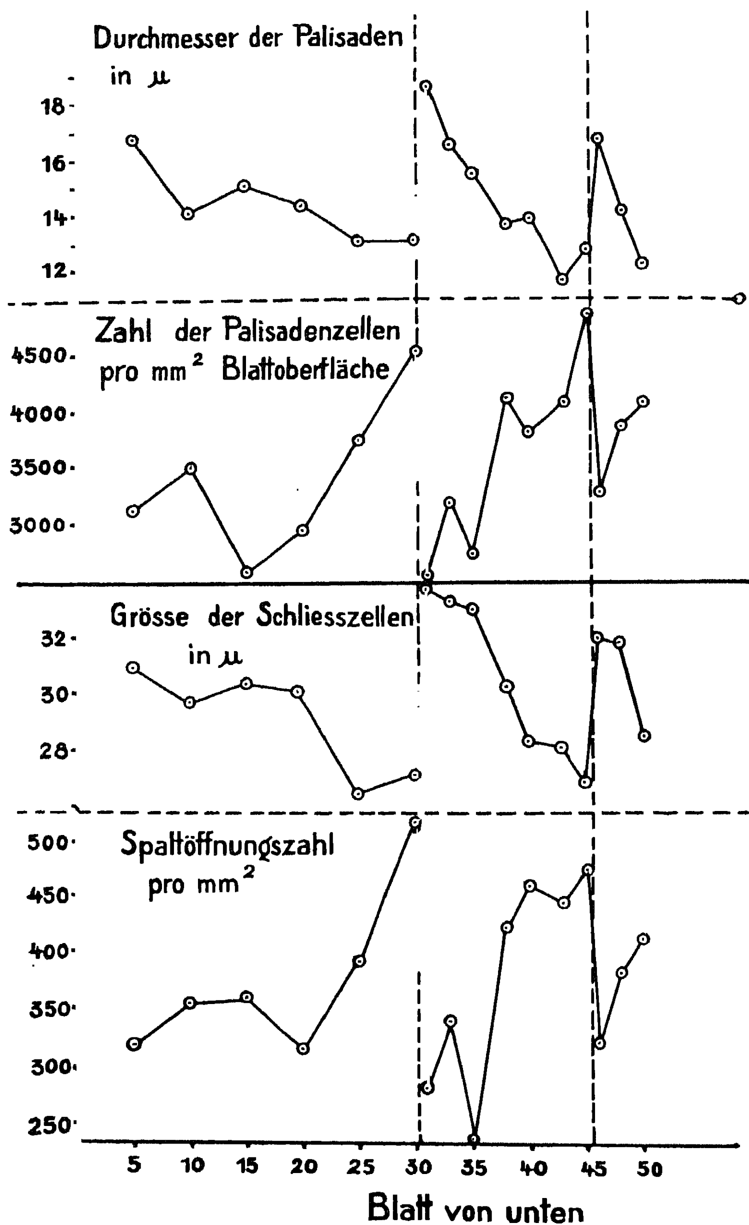


Fig. 6. S. Tabelle S. 73 Ipomea purpurea Roth

Bryonia dioica Jacq.

ıtt von unten	18	22	26	30	34	35	38	42	46	50	54	55	56	58	62	66	70
altöffnungen ›ro mm² . .	110	86	96	86	122	132	188	66	76	94	165	153	123	68	95	65	106
ößed.Schließ-:ell. in μ . .	34,2	31,8	28,9	29,5	28,1	24,7	23,4	25,2	28,9	26,8	21,6	20,1	26,3	26,0	25,8	29,1	27,1
hl der Pali-.adenzellen ›ro mm² . .	1653	1902	1733	2542	3084	2951	6240	1422	1689	2036	3635	3653	2044	1916	2382	2080	2293
rchmesser d. Palisad. in μ	22,6	21,8	21,0	17,4	13,2	13,7	11,3	23,1	23,4	20,2	13,9	14,7	19,2	20,8	17,6	22,4	19,2

Ipomea purpurea Roth.

ıtt von unten . .	5	10	15	20	25	30	31	33	35	38	40	43	45	46	48	50
altöffnungen pro nm² (¹)	319	355	360	314	393	514	280	338	233	423	458	444	473	321	385	414
öße der Schließ-:ellen in μ (²) . .	31	29,7	30,4	30,1	26,5	27,2	33,8	33,3	33,1	30,3	28,4	28,1	26,9	32,0	31,9	28,7
hl der Palisaden-:ellen pro mm² .	3138	3524	2591	2969	3769	4551	2533	3200	2729	4133	3822	4102	4880	3307	3902	4107
rchmesser d. Pali-.aden in μ . . .	16,8	14,2	15,2	14,5	13,2	13,2	18,7	16,6	15,6	13,7	13,9	11,8	12,9	16,8	14,2	12,4

[1]) Die Zahl der Spaltöffnungen der Ober- und Unterseite wurden zusammengezählt.
[2]) Mittel aus der Größe der Spaltöffnungen der Ober- und Unterseite.

treiben. In Übereinstimmung damit tragen deren Blätter stets einen viel xeromorpheren Charakter.

Aber auch bei den Jugendformen liegen die Verhältnisse nicht immer so einfach. Wir finden auch hier alle Übergänge von Pflanzen, bei denen man relativ leicht durch experimentelle Eingriffe die Blattstruktur ändern kann, zu solchen, bei denen das schwerer gelingt, z. B. bei den phyllodientragenden Akazien, und bis zu solchen, bei denen die Entstehung der Form zwar deutlich von den Außenbedingungen abhängt, aber einmal entstanden, fest fixiert bleibt, also eine Art Knospenmutation darstellt. So wissen wir ja, daß Stecklinge, die man von der Folgeform des Efeus, oder der Jugendform von Thuja bildet, diese ihre Form unter allen Bedingungen beibehalten. Es können zwar stets auch Rückschläge eintreten, wir haben es aber nicht in der Hand, sie nach Belieben zu erzeugen. Trotzdem entsteht aber die Folgeform von Efeu nur, wenn durch stärkere Besonnung Bedingungen für die Bildung von Sonnenblättern gegeben sind.

Diese feste Fixierung scheint auch bei einigen Pflanzen in bezug auf die anatomischen Merkmale zu bestehen. Jedenfalls behauptet Benedict, daß das beim Wein der Fall ist. Wie bei allen Pflanzen nimmt auch hier die Dichte der Blattnervatur mit höherer Insertion des Blattes und zunehmendem Alter der Pflanze zu. Dieser Vorgang soll aber irreversibel und nicht durch günstigere Wasserversorgung der Blätter wieder rückgängig zu machen sein. Blätter von Stecklingen sollen deshalb dieselbe Dichte der Nervatur wie die Blätter der Mutterpflanze aufweisen. Aus der Dichte der Nervatur soll man einen Rückschluß auf das Alter des Klons ziehen dürfen und in ihr soll sich eine Degeneration der Pflanze bei ausschließlich vegetativer Vermehrung äußern — eine gewisse Altersschwäche. Erst durch geschlechtliche Vermehrung soll wiederum eine Verjüngung eintreten. Diese Beobachtungen von Benedict sind, sofern sie sich bestätigen, beachtenswert. Sie würden den Erscheinungen beim Efeu zur Seite zu stellen sein. Ihre Verallgemeinerung in der Form, wie es Benedict will, ist aber sicher nicht statthaft und von anderer Seite auch nicht bestätigt worden (Ensign). Über die experimentelle Beeinflußbarkeit der Jugend- und Folgeformen berichtet uns Vischer. Dort findet man auch die umfangreiche Literatur zusammengestellt.

4. Zusammenfassung.

Überblicken wir nochmals alle hier angeführten Tatsachen, so müssen wir einen vollkommen bis in alle Einzelheiten gehenden Parallelismus zwischen den funktionellen Anpassungen der

Teile einer Pflanze, der Individuen verschiedener Standorte und den ökologischen Anpassungen der Arten feststellen[6]). Die funktionellen Anpassungen sind reversibler Natur, d. h. sie verschwinden bei den Nachkommen dieser Pflanzen unter veränderten Bedingungen wieder vollkommen, die ökologischen Anpassungen sind irreversibel, d. h. erblich mehr oder weniger fixiert. Aber auch dieser Unterschied zwischen funktionellen und ökologischen Anpassungen ist kein prinzipieller. Wir finden schon bei der funktionellen Anpassung alle Übergänge von ganz reversiblen bis zu fast vollkommen irreversiblen Anpassungen. Und dieses gilt einerseits für die Teile einer Pflanze — für den Übergang der Jugendformen zu den Folgeformen — und es gilt auch andererseits für die funktionellen Anpassungen verschiedener Individuen. Die Beobachtungen von Turesson, die schon erwähnt wurden, zeigen uns ja, daß wir es bei Standortsformen von Pflanzen mit allen Übergängen von Modifikationen zu erblich fixierten Kleinarten zu tun haben.

Der Übergang von den reversiblen zu den irreversiblen Anpassungen ist ein so gleitender, daß eine prinzipiell andere Entstehung der einen und der anderen nur schwer vorstellbar ist. Die Annahme, daß es sich hier bei diesen Anpassungen an die Wasserverhältnisse — die anderen ziehen wir vorläufig nicht in den Kreis unserer Betrachtungen — stets um direkte Anpassungen handelt, scheint deshalb sehr wahrscheinlich zu sein. Direkte Beweise dafür sind wir allerdings nicht in der Lage zu bringen. Dafür ist die Zahl der vorliegenden Untersuchungen noch zu gering.

6) Es ist zu erwarten, daß bei weiteren Untersuchungen einzelne Pflanzen Abweichungen von der hier aufgestellten Regel zeigen werden. Es scheint aber doch, daß es sich hier um eine allgemeine Gesetzmäßigkeit handelt und daß einzelne Ausnahmen daran nichts ändern werden.

IV. Teil.

Die Anpassungen in kausaler Betrachtung.

I. Die physiologischen Veränderungen in den Pflanzen bei Wassermangel.

Der Wasserbedarf einer Pflanze ist nicht nur in qualitativer, sondern auch in quantitativer Hinsicht zu untersuchen. Es genügt noch nicht, zu sagen, die Pflanze hat Wasser zur Verfügung oder sie hat keines, sondern wir müssen auch quantitativ die Frage zu beantworten suchen, wieviel Wasser die Pflanze zur Verfügung hat, wir müssen sagen, in was für einem Sättigungszustand sie sich befindet und auch den Quellungszustand des Plasmas berücksichtigen. Nur dann sind wir über die Wasserverhältnisse der Pflanze unterrichtet. Nur von diesem Gesichtspunkt aus läßt sich das Xerophytenproblem lösen, und von dieser Basis aus kann man auch an die kausale Betrachtung der funktionellen Anpassungen herantreten.

Für die Teile einer Pflanze oder für die ganze Pflanze wird es wohl stets gleichgültig sein, ob Wassermangel durch Erschwerung der Wasseraufnahme oder erhöhte Transpiration eintritt. Die Folgen werden in beiden Fällen immer die gleichen sein. Zunächst verschlechtern sich die Bilanzverhältnisse und es tritt eine Wassergehaltsabnahme der Pflanze ein — ihr Sättigungszustand wird geringer. Die Folge davon ist, daß die Membranspannung der einzelnen Zellen, also auch der Turgordruck, abnehmen muß. Bei stärkeren Verlusten an Wasser kann ein Welken der ganzen Pflanze eintreten. Bei ganz vorübergehendem Wassermangel wird außer dem Welken keine andere Veränderung in der Pflanze eintreten. Eine Besserung der Wasserverhältnisse wird die Pflanze wieder in den früheren Zustand versetzen. Anders aber liegen die Verhältnisse, wenn der Wassermangel nicht kurz vorübergehend ist, sondern längere Zeit anhält oder sich periodisch regelmäßig wiederholt. Dann macht sich bei den welkenden Pflanzen eine Veränderung des Zellsaftes bemerkbar, seine Konzentration nimmt zu und die Folge davon ist eine Erhöhung der Saugkraft der Zelle, stärkere Wasseraufnahme und Zunahme der Membranspannung. Diesen Komplex von Erscheinungen bezeichnen wir als T u r g o r r e g u l a t i o n. Ein anderer Weg, um den früheren Zustand wieder zu erlangen, wäre eine starke Transpirationseinschränkung. Bei gleichbleibender Wasseraufnahme muß dann der frühere Sättigungszustand wieder erreicht werden.

Der erste Typus von Pflanzen, die ungünstige Wasserverhältnisse durch Turgorregulation und gesteigerte Wasseraufnahme überwinden können, ist vorwiegend bei den Sklerophyten verwirklicht; den zweiten Typus von Pflanzen, die dasselbe durch Transpirationseinschränkung erreichen, finden wir bei den Sukkulenten.

Wir betrachten vorläufig nur den ersten Typus und wenden uns zunächst der Turgorregulation zu.

Die Konzentrationserhöhung des Zellsaftes beim Welken der Pflanzen kann sehr rasch eintreten. Ursprung erwähnt, daß bei auf dem Tisch liegengelassenen Blättern der osmotische Wert in einigen Stunden auf das Doppelte stieg. Meier gibt folgende Zahlen an:

Pflanzen in Botanisierbüchsen in der Sonne.

	frisch	nach 7 Std.
Syringa vulgaris . . .	0,80	1,40 Mol. KNO_3
Anemone hepatica . .	0,35	1,20 „ „
Taraxacum officinalis .	0,35	0,85 „ „
Mercurialis perennis . .	0,60	1,50 „ „

Über die Höhe der Turgorregulation im Vergleich zu den Wasserverlusten der Pflanzen können wir Auskunft erhalten, wenn wir Pflanzenteile in verschieden konzentrierte Lösungen bringen, also den Saugkraftanstieg des Außenmediums genau bestimmen können. Bei Bächer finden wir folgendes Beispiel[1]):

Elodea canadensis

Erhöhung der Konzentration d. Außenlös.	0,02 Mol.	0,04	0,08	0,16	0,32
Zunahme des osmot. Wertes des Zellsaftes	0,03 Mol.	0,063	0,10	0,13	0,186

Es tritt also in wenig konzentrierten Lösungen eine Überregulation des Turgors ein, wobei allerdings bei längerem Verweilen ein geringer Abfall des osmotischen Wertes stattfindet. In höheren Konzentrationen wird der frühere Turgor nicht mehr ganz erreicht.

Ähnliche Verhältnisse zeigten auch Maispflanzen, die in Zuckerlösungen kultiviert wurden[2]):

Kulturflüssigkeit	Aqua dest.	0,10 Mol.	0,20 Mol.	0,30 Mol.
Osmotischer Wert der Blattzellen (Mittelwert)	0,246 Mol.	0,276 Mol.	0,31 Mol.	0,33 Mol.

[1]) Wo es nicht anders erwähnt wird, hat man stets mit Rohrzuckerlösungen gearbeitet.

[2]) Bringt man dagegen Pflanzen unter günstigere Wasserverhältnisse, z. B. durch Übertragung von Vicia Faba-Pflanzen aus Sägespänen in Wasser, so fällt der osmotische Wert ab (in einem Versuch von Ursprung von 0,33 Mol. auf 0,26 Mol.).

Wie kommt nun diese Turgorregulation zustande? Bei den Versuchen in verschiedenen Lösungen könnte man noch an ein Eindringen gelöster Stoffe von außen in die Zelle denken. Diese Möglichkeit fällt aber ganz weg, wenn die Pflanzen an der Luft welken. In der Natur könnte man an eine Aufnahme der Lösung nur bei den Salzpflanzen denken, die wir hier außer Betracht lassen wollen. In allen anderen Fällen kann es sich nur um die Bildung von osmotisch wirksamer Substanz handeln (Anatonose).

Über die Einzelheiten dieses Vorganges sind wir noch so gut wie gar nicht unterrichtet. Aber verschiedene neuere Arbeiten scheinen doch darauf hinzudeuten, daß es sich vielleicht um die Bildung von Zucker aus Stärke handelt. Wir wollen deshalb auf diese Frage näher eingehen und sie vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus betrachten.

Besonders häufig kann in den Pflanzenzellen die Umwandlung von Zuckerarten in Stärke und der umgekehrte Vorgang, die Auflösung der Stärke und die Bildung von verschiedenen Zuckerarten (Hexosen, Disaccharide), beobachtet worden. Es scheint in der Zelle eine Art chemisches Gleichgewicht:



zu bestehen, das wir aber nicht imstande sind, in vitro herzustellen. Wir kennen wohl den Stärkeabbau, der durch die Diastase hervorgerufen wird, aber nicht den Stärkeaufbau, der nur im lebenden Chromatophoren vorzugehen scheint. Wir können deshalb dieses Gleichgewicht als ein physiologisches bezeichnen, das wir uns aber nicht prinzipiell verschieden von einem chemischen zu denken brauchen. Es steht dem nichts im Wege, als Katalysatoren dieses Gleichgewichtes, wie es Witzemann tut, den Chromatophoren als Ganzes aufzufassen, für dessen Wirksamkeit auch die Struktur von maßgebender Bedeutung ist. Beim Abtöten wird diese Struktur stets zerstört und damit auch das Gleichgewicht[8]).

[8]) In seinem soeben erschienenen Lehrbuch der Pflanzenphysiologie Bd. I vertritt *Kostytschew* die Ansicht, daß es sich bei den Enzymvorgängen um richtige chemische Gleichgewichte handelt und daß die Enzyme gewöhnlichen Katalysatoren gleichzusetzen sind. Er hält es auf Grund der Arbeiten von *Bourquelot* für erwiesen, daß die Fermentreaktionen umkehrbar sind, daß also ein und dasselbe Enzym sowohl die hydrolytischen wie auch die synthetischen Vorgänge beschleunigen kann, bis der unter den gegebenen Bedingungen bestimmte Gleichgewichtszustand erreicht ist. Wenn trotzdem bei Diastasewirkung in vitro die Stärke praktisch ganz abgebaut wird, während wir in der Pflanze sowohl den Abbau wie auch die Stärkesynthese beobachten können, so liegt das vielleicht daran, daß in dem sehr wasserarmen Chromatophoren (vgl. *Lepeschkin*) das Stärke-Zucker-Gleichgewicht sich schon bei einer verhältnismäßig geringen Zuckerkonzentration einstellt, die aber je nach den Außenbedingungen doch etwas verschieden ist.

Aber wie dem auch sei, in der lebenden Zelle verhält sich das Stärke ⇌ Zucker-Gleichgewicht ganz wie ein chemisches. Beide Komponenten sind nur bei einer ganz bestimmten Zuckerkonzentration vorhanden. Nimmt die Zuckerkonzentration ab, so tritt die Stärkeauflösung ein, nimmt sie zu, so geht Stärke in Zucker über (Literatur bei Benecke-Jost I. S. 188 ff.; 267 ff.) Die minimale Zuckerkonzentration, bei der noch gerade Stärkebildung eintritt, können wir als Kondensationsschwelle bezeichnen. Sie liegt bei verschiedenen Pflanzen bald höher, wie z. B. bei Zuckerblättern, bald tiefer, wie z. B. bei Stärkeblättern. Unterschiede zeigen sich auch in bezug auf einzelne Zellen einer Pflanze, deshalb findet man auch stets die Stärke in bestimmten Zellen lokalisiert, die die niedrigste Kondensationsschwelle aufweisen [1]). Aber auch in ein und derselben Zelle zeigt die Kondensationsschwelle eine bestimmte Abhängigkeit von den Außenfaktoren.

Maige hat diese Verhältnisse bei Bohnenembryonen genauer untersucht. Von großem Einfluß auf die Höhe der Kondensationsschwelle ist die Temperatur. In entstärkten Bohnenkeimlingen tritt nach Übertragung in 5 %ige Zuckerlösung bei 15—20° C. reichlich Stärke auf, nicht aber bei 41° C., wo Stärkebildung erst in einer 10 %igen Zuckerlösung zu beobachten ist. Die Kondensationsschwelle liegt also bei 41° C. zwischen einer 5 und 10 %igen Zuckerlösung, bei 15—20° C. unter 5 %, bei Temperaturen unter 15° C. soll sie sich wieder erhöhen. Das wird ja auch durch die Erhöhung der Zuckerkonzentration in der Kartoffelknolle bei niedriger Temperatur bestätigt (Overton, Müller-Thurgau, zit. bei Nathansohn S. 196—215 und Kostytschew S. 321, Hopkins.).

Ein weiterer bestimmender Faktor ist die Turgeszenz der Zellen. Bei 41° C. tritt, wie wir schon sahen, in 10 %iger Zuckerlösung reichlich Stärke auf, aber nur vorausgesetzt, daß die Zellen turgeszent sind. Verlieren sie ihren Turgor, so wird keine Stärke gebildet. Damit kommen wir zu einer Beobachtung, die für unsere Frage von großer Bedeutung ist. Wenn tatsächlich durch Wassermangel die Kondensationsschwelle steigt, so haben wir damit eine teilweise Erklärung für die Turgorregulation; denn dann muß ja automatisch bei welken Pflanzen durch Überführung der Stärke in Zucker eine Konzentrationserhöhung des

[1]) Maige (Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 182 S. 588 1926) findet die Kondensationsschwelle für die Schließzellen von Ficaria unter 2 % Zuckerlösung, in den Epidermiszellen dagegen über 2 %, ebenso bei den Zellen der Wurzelhaube von Bohnen unter 2 %, bei anderen Wurzelzellen über 2 %, bei den Zellen des Schwamm- und Nervenparenchyms unter 2½ %, bei Palisadenzellen dagegen höher. Vorausgesetzt ist bei diesen Versuchen, daß die Konzentration der Zuckerlösung in den Zellen gleich derjenigen der Außenlösung ist.

Zellsaftes eintreten. Die Turgorregulation befände sich somit in vollkommener Übereinstimmung mit dem Prinzip von Le Chatelier (vgl. S. 14ff.).

Eine Bestätigung finden diese Befunde durch Beobachtungen des Stärkeabbaues. Aus den Arbeiten von Rywosch, Lundegardh, Molisch und Schmetz geht hervor, daß der Stärkeabbau stets in welken Blättern rascher vor sich geht als in frischen. Bedenkt man andererseits, daß in welken Blättern zugleich eine rasche Zunahme des osmotischen Wertes sich bemerkbar macht, so muß man auf eine Änderung und zwar Erhöhung der Kondensationsschwelle schließen. Schröder und Horn konnten auch nachweisen, daß die Zuckerkonzentration, namentlich die des Rohrzuckers, in welkenden Blättern zunimmt.

Da auch in stärkefreien Zellen eine Turgorregulation stattfinden kann, so werden wir auch in diesem Falle berechtigt sein, an eine ähnliche Verschiebung von anderen Gleichgewichten zu denken, jedoch wissen wir darüber noch nichts Genaues.

Somit können wir die Turgorregulation als einen kausal bedingten Vorgang auffassen, der analog den chemischen Gleichgewichten dem Prinzip von Le Chatelier folgt: bei abnehmendem Turgor wird das Gleichgewicht so verschoben, daß osmotisch wirksame Substanzen gebildet werden und der Turgor z. T. wieder hergestellt wird.

Erschwerte Wasserverhältnisse müssen deshalb notwendig eine Steigerung des osmotischen Wertes nach sich ziehen. Daß diese Steigerung auch einer teleologischen Betrachtung zugänglich ist, indem man feststellen kann, daß dadurch die Saugkräfte der Pflanze steigen und eine erhöhte Wasseraufnahme ermöglicht wird, sei nur nebenbei bemerkt. Wir fahren in unseren kausalen Betrachtungen fort und müssen feststellen, daß diese Erhöhung des osmotischen Wertes des Zellsaftes notwendig eine Plasmaentquellung nach sich ziehen muß. Das Plasma wird solange Wasser verlieren, bis die Saugkraft des Zellsaftes gleich der Saugkraft des Plasmas geworden ist. Nun konnten wir aber in Teil I (S. 81 ff.) zeigen, daß der Quellungszustand des Plasmas von größter Bedeutung für den Ablauf sämtlicher Lebensfunktionen ist, unter anderem im besonderen Maße für das Wachstum. Wir müssen daraus schließen, daß Pflanzen oder Teile einer Pflanze, die sich unter verschiedenen Wasserverhältnissen befinden und deren Plasma infolgedessen einen verschiedenen Quellungszustand zeigen muß, sich auch in bezug auf die Wachstumsvorgänge unterscheiden werden.

Welcher Art werden diese Unterschiede sein?

In Teil I S. 85ff. ist das Wachstum insbesondere bei Schimmelpilzen bei verschiedenen Quellungszuständen des Plasmas besprochen worden. Wir konnten feststellen, daß Plasmaentquellung die Wachstumsvorgänge hemmt, indem bei niederen Dampfspannungen die ganze Kolonie langsamer wächst. Dabei konnten wir sehen, daß in der Nähe des Grenzwertes, also der stärksten Plasmaentquellung, bei der noch Wachstum möglich ist, Verzwergung (Nanismus) eintritt, indem die Kolonie dauernd kleiner bleibt als die anderen. Diese Erscheinungen sind genau dieselben wie bei höheren Pflanzen unter verschiedenen Wasserverhältnissen, wobei ebenfalls leicht Nanismus eintritt. Da, wie wir feststellen konnten, das Plasma auch in diesem Falle entquollen sein muß, so werden wir die Erscheinungen auch kausal parallelisieren dürfen. Nun sahen wir aber, daß die am besten quantitativ erfaßten Merkmale der xeromorphen Struktur die Vergrößerung der Zahl der Zellelemente pro Flächeneinheit und die Verkleinerung der einzelnen Zellen waren.

Walderdorff hat in ihrer Arbeit darauf aufmerksam gemacht und dasselbe kann auch auf Grund von eigenen Beobachtungen bestätigt werden, daß ganz analoge Erscheinungen auch bei Pilzkulturen bei verschiedenen Dampfspannungen beobachtet werden. Niedere Dampfspannung, also Plasmaentquellung, begünstigt ganz allgemein die Bildung von Querwänden und führt zur Verkleinerung der einzelnen Zellen des Mycels. Querwände treten dabei auch dort auf, wo sie normalerweise fehlen, z. B. bei den Phycomyceten. Dasselbe geht auch aus einer genauen Messung von Falck hervor, der auf ähnliche Weise Hausschwammycel bei verschiedener relativer Dampfspannung kultivierte:

Relative Dampfspannung	100 %	99,2 %	98,5 %	96,7 %	95,6 %
Durchmesser der Spitze d. strahl. Mycels	4—5 μ	2,5—3 μ	2—2,5 μ	1,5—2 μ	—
Zuwachsgröße	über 1 cm weit ausgestrahlt	bis 1 cm	bis 0,8 cm	bis 0,5 cm	nicht ausgewachsen

Die Verkleinerung der Zellen beschränkt sich nicht nur auf die Längendimension; es wird gleichzeitig die Breite geringer, und das ganze Volumen verkleinert sich. Also auch in dieser Hinsicht besteht ein vollkommener Parallelismus.

Aber noch eine Reihe anderer qualitativer Veränderungen lassen sich bei den Pilzkulturen unter verschiedener Dampfspannung feststellen. Bei *Aspergillus* und *Penicillium* sind die Veränderungen relativ gering; das Mycel wird nur bei zunehmender Trockenheit immer weniger dicht, die Verzweigung muß also

abnehmen, was auch sehr deutlich bei den Konidienträger von *Penicillium* zu beobachten ist. Bei den Phycomyceten sind die Unterschiede größer.

Walderdorff unterscheidet hier 3 Typen: 1. bei *Thamnidium* u. a. wird das Mycel immer dichter und gedrungener, je niedriger die Dampfspannung ist, 2. bei anderen (*Mucor plumbeus* usw.) nehmen die Verzweigungen ab, das Mycel schwillt aber an, 3. bei der dritten Gruppe schließlich nehmen die Verzweigungen immer mehr ab, aber die Hyphen bleiben dabei schlank.

Wenn auch diese qualitativen Änderungen bei Schimmelpilzen sich nicht mit den xeromorphen Anpassungen höherer Pflanzen parallelisieren lassen, da die Pflanzen ihrer ganzen Organisation nach zu verschieden sind, so ist es doch wichtig, festzustellen, daß bei verschiedenem Quellungszustande des Plasmas nicht nur quantitative, sondern auch qualitative Änderungen der Wachstumsvorgänge eintreten [5]). Daß hierbei in erster Linie die Plasmaentquellung die Ursache ist, geht daraus hervor, daß bei den Osmomorphosen, soweit sie nicht durch eine chemische Einwirkung der osmotisch wirksamen Lösung hervorgerufen werden, sich ganz ähnliche Wachstumsabänderungen nachweisen lassen.

Somit sehen wir, daß man die xeromorphen funktionellen Anpassungen sehr wohl als kausal durch die erschwerten Wasserverhältnisse bedingt ansehen kann, indem zunächst eine Steigerung des osmotischen Wertes eintritt, diese eine Plasmaentquellung nachsichzieht, die wiederum eine Abänderung der Wachstumsvorgänge bedingt, welche ihrerseits zur Ausbildung einer xeromorphen Struktur führen. Solange wir überhaupt noch nicht über Einzelheiten der Wachstumsvorgänge unterrichtet sind, können wir die näheren Zusammenhänge dieser letzten Vorgänge nicht ergründen; doch scheint mir das Wesentliche an dieser Wachstumsänderung eine Verkürzung der Wachstumsperiode und somit raschere Differenzierung der einzelnen wachsenden anatomisch-morphologischen Elemente wie z. B. der Zellen, der Blätter usw. zu sein. Bei gleichzeitiger stärkerer Belichtung, die in der Natur ja fast stets mit zunehmender Trockenheit Hand in Hand geht, muß dann auch relativ

---

[5]) In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß auch die Atmungsvorgänge sich bei verschiedenem Quellungszustand nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ ändern. Bei zunehmender Trockenheit wird die Atmung anaerober (Mayer und Plantefol, Ann. de Physiologie 1 361, 1925). Ebenso führt van de Sande-Bakhuyzen (Proc. soc. f. exp. biol. a. med. **23**, 302, 1926) die Schichtung der Stärkekörner auf periodische Änderungen im Plasmaquellenzustande zurück.

eine größere Masse von Assimilaten gebildet werden, die zu einer Verdickung der Wände, stärkerer Ausbildung des mechanischen Systems, usw. führt. Bei alleiniger Erschwerung der Wasserverhältnisse tritt eine Zunahme der mechanischen Elemente, wie wir ja aus den Untersuchungen von Rippel wissen, nicht ein.[6])

Ist unsere kausale Betrachtung der xeromorphen Anpassungen richtig, so müssen wir nachweisen können, daß überall dort, wo wir xeromorphe nicht sukkulente Strukturen finden, auch der osmotische Wert erhöht ist, und daß außerdem alle Faktoren, die die Ausbildung von xeromorphen Eigenschaften bedingen, auch eine Erhöhung des osmotischen Wertes hervorrufen. Gelingt uns dieser Nachweis, so findet unsere Ansicht eine weitere Stütze.

Wir wissen, daß die Ausbildung xeromorpher Strukturen nicht nur durch Trockenheit bedingt wird, sondern daß eine ähnliche Wirkung auch direkt oder indirekt das Licht ausübt. Außerdem ist stets aufgefallen, daß xeromorphe Strukturen auch durch den Einfluß niederer Temperaturen hervorgerufen werden, und daß deshalb in Gebieten mit einer Kälteperiode immergrüne Arten stets xeromorpher gebaut sind als sommergrüne. Pflanzen der arktischen und alpinen Gebiete weisen häufig eine xeromorphe Struktur auf und ebenso erwähnt Linkola (s. 148), daß bei winterannuellen Pflanzen solche Blätter zu beobachten sind wie bei Individuen, die an trockenen Standorten wachsen; desgleichen sind unter ihnen Zwergindividuen, die frühzeitig blühen, recht häufig. Dasselbe gilt, wenn auch nicht immer, für Moorpflanzen, wobei wir vorläufig außer Betracht lassen, was für Faktoren im einzelnen hierbei maßgebend sind.

[6]) Die Berücksichtigung der Plasmaquellung gibt uns vielleicht auch für folgende Beobachtung eine Erklärung: *Nordhausen* (1903) zeigte, daß bei den Sonnen- und Schattenblättern der Buche die Bedingungen, unter denen sich der Ast im Jahre vorher befand, von großer Bedeutung für die Ausbildung der anatomisch-morphologischen Strukturen sind. Nun werden ja die Winterknospen bei der Buche ziemlich früh im Sommer angelegt. Je nachdem, ob sich die Knospen im Schatten oder in der Sonne entwickeln, muß auch das Plasma an den Vegetationspunkten weniger oder stärker entquollen sein. (Vgl. osmotische Werte bei Sonnen- und Schattenblättern S. 87.) Infolgedessen müssen auch die jungen Blattanlagen in den Knospen mehr oder weniger xeromorph angelegt werden. Sie behalten ihre bei der Anlage festgelegte Struktur zu einem großen Teil bei, selbst wenn im nächsten Jahre beim Austreiben die Bedingungen andere sind. Es sei noch erwähnt, daß nach einigen Beobachtungen von Huber (zit. S. 66) die Knospen der Sonnenzweige im Frühjahr bei einer geringeren Wassersättigung auszutreiben beginnen, als die Knospen der Schattenzweige.

Wie verhält sich bei diesen Pflanzen der osmotische Wert? Einiges ist darüber schon in Teil I gesagt worden, hier müssen wir die Ausführungen noch ergänzen und weitere Zahlenbelege bringen.

Da gerade diese Frage von besonderer Bedeutung für die hier vertretene Ansicht ist, so sei es mir erlaubt, die Beweisführung etwas genauer zu gestalten und zahlreichere Belege zu bringen, denn nur auf diese Weise kann man sehen, daß es sich nicht um Spezialfälle, sondern um eine allgemeine Gesetzmäßigkeit handelt.

2. Die Beeinflussung des osmotischen Wertes durch Außenfaktoren.

Wir betrachten das Verhalten des osmotischen Wertes unter dem Einfluß folgender Faktoren:

I. Erschwerte Wasserverhältnisse.

Daß bei welken Pflanzenteilen eine Erhöhung des osmotischen Wertes eintritt, ist schon an einigen Beispielen gezeigt worden. Bei einer normalen Pflanze ist für die Veränderung des osmotischen Wertes nur die Wasserbilanz maßgebend. Weder die Bodenfeuchtigkeit noch die Luftfeuchtigkeit können allein eine Erhöhung des osmotischen Wertes hervorrufen, wenn nicht eine Abnahme des Wassergehaltes der Pflanze eintritt. Trockene Luft wird deshalb besonders bei den Pflanzen eine Wirkung hervorrufen, die ein schlechtes Leitungssystem, wie z. B. die Moose, besitzen. So fand Bächer, dessen Arbeit wir auch die weiteren Tabellen entnehmen, für *Plagiochila asplenoides* folgende osmotische Werte bei verschiedener relativer Feuchtigkeit:

Plagiochila asplenoides

Feuchtigkeit der Luft	100%	90%	80%	70—75%	65—70%
Osmotischer Wert	0,855	0,91	0,955	0,99	1,04 Mol.[7])

Der Anstieg des osmotischen Wertes kann hier sehr rasch erfolgen. Er erreichte z. B. in einem Falle in 3 Stunden 0,21 Mol.

Bei guter Wasserzuleitung braucht dagegen in trockener Luft kein Anstieg zu erfolgen. So zeigte z. B. *Asplenium Trichomanes*, wenn man den Boden vor Austrocknung schützte, selbst bei einer Luftfeuchtigkeit von 20—25 % keine nennenswerte Steigerung des osmotischen Wertes. Ohne diese Vorsichtsmaßnahme dagegen zeigte der osmotische Wert bei einer Luftfeuchtigkeit von 65—70% einen Anstieg von 0,47 Mol. auf 0,55 Mol., um

[7]) Die Zahlenangaben für den osmotischen Wert, bei denen es nicht ausdrücklich anders vermerkt ist, geben Mol-Rohrzuckerlösungen an. Vielleicht ist hier die Anregung gestattet, in Zukunft nach Möglichkeit den osmotischen Wert in Atmosphären anzugeben, um alle Angaben ohne vorherige Umrechnung vergleichen zu können.

in dampfgesättigter Atmosphäre wieder bis auf 0,49 Mol. zu fallen. Variierte man die Bodenfeuchtigkeit allein, so stieg der osmotische Wert umso höher, je trockener der Boden war:

Bodenfeuchtigkeit (Sand)	5%	10%	20%	30%
Zunahme des osmotischen Wertes	0,05 Mol.	0,04 Mol.	0,035 Mol.	0,02 Mol

Die Wirkung des Windes müssen wir auf einfachen Wasserentzug zurückführen. Je stärker der Wind ist, desto mehr wird die Transpiration gesteigert und desto eher tritt Wassermangel und Konzentrationserhöhung des Zellsaftes ein [8]).

Zea Mays

Windgeschwindigkeit	3 m/sek.	5 m/sek.	7—8 m/sek.
Zunahme des osmot. Wertes nach 12 Std.	0,02 Mol.	0,033 Mol.	0,05 Mol.

Ist der Boden sehr feucht und die Wasseraufnahme nicht erschwert, so bleibt selbst im starken Winde die Steigerung aus. *Zea Mays*-Pflanzen, die in verschieden konzentrierter Zuckerlösung kultiviert wurden, zeigten im Winde einen desto höheren osmotischen Wert und ein desto früher eintretendes Welken, je konzentrierter die Kulturflüssigkeit war.

II. Temperatur.

Xeromorphe Pflanzen sind meist in den trockenen Steppen- und Wüstengebieten sehr hohen Temperaturen ausgesetzt. Andererseits sahen wir, daß auch niedrige Temperatur eine gewisse Xeromorphie hervorzurufen scheint. Die hygro- und mesomorphen Formen kommen mehr bei mittleren Temperaturen vor. Wie wird sich der osmotische Wert mit der Temperatur verändern? Ein Versuch mit *Elodea* ist schon in Teil I S. 90 besprochen worden, hier seien drei weitere Versuche von Bächer mit Landpflanzen angeführt:

Plagiochila asplenoides.

Temperatur	—3°	—2°	3°	10°	16°	22°	27°	30°	35°
Osmot. Wert in Mol	0,87	0,89	0,853	0,84	0,83	0,82	0,803	0,783 ca	0,943

Asplenium Trichomanes.

Temperatur	0°	5°	10°	15°	19°	25°	30°	35°
Osmot. Wert in Mol	0,84	0,82	0,81	0,79	0,78	0,76	0,78	0,76

Cytisus sagittalis.

Temperatur	1°	5°	10°	15°	19—20°	25°	30°	35°	37°
Osmot. Wert in Mol	0,925	0,90	0,88	0,86	0,82	0,87	0,93	1,01	(1,15)

[8]) Über die transpirationsteigernde Wirkung des Windes vgl. auch Bernbeck (Flora 17, 293, 1924).

Wir sehen also tatsächlich, daß der osmotische Wert bei den höchsten Temperaturen einerseits und bei den niederen Temperaturen andererseits ansteigt. Es ist dabei auffallend, daß bei dem xeromorphen *Cytisus sagittalis* gerade der Anstieg bei den höheren Temperaturen besonders ausgeprägt ist.

Besonders darauf hingewiesen sei noch, daß dieses Verhalten des osmotischen Wertes eine vollkommene Übereinstimmung mit den Veränderungen des Stärke-Zucker-Gleichgewichtes bei verschiedenen Temperaturen zeigt.

III. Licht.

Das Licht ruft stets einen Anstieg des osmotischen Wertes hervor und zwar scheint diese Wirkung nicht auf eine Erhöhung der Transpiration und erschwerte Wasserverhältnisse zurückzuführen zu sein, sondern es handelt sich um eine direkte Wirkung (vielleicht auf das Stärke-Zucker-Gleichgewicht oder ein ähnliches Gleichgewicht), denn dieser Anstieg ist auch bei untergetauchten Pflanzen zu bemerken (vgl. Teil I S. 89).

Daß die Verhältnisse bei Landpflanzen ähnlich liegen, zeigen folgende Beispiele:

Lupinus albus Topfkultur in diffusem Zimmerlicht zeigt nach 8 Tagen einen um ca. 0,04 Mol. höheren osmotischen Wert als eine Dunkelkultur.

Cytisus sagittalis Topfkulturen werden in verschiedener Entfernung vom Fenster aufgestellt und eine Kultur verdunkelt:

Lichtintensität (nach Vouk):	verdunkelt	0,00068	0,00130	0,01100
Osmot. Wert	0,772	0,797	0,822	0,875

Verglichen wurden hierbei immer verschiedene Pflanzen, die den verschiedenen Lichtintensitäten ausgesetzt waren. Das ist aber nicht notwendig. Die Unterschiede können sich schon zeigen, wenn wir Teile einer Pflanze vergleichen, die verschieden belichtet sind, ja sogar Teile eines Blattes, wie folgender Versuch lehrt:

Bei *Aspidistra elatior* wird eine Blattfläche mit Staniol verdunkelt. Die Differenz des osmotischen Wertes zwischen der verdunkelten und belichteten Blatthälfte beträgt: 0,03—0,047 Mol. Rohrzucker.

Tritt Welken bei einer Pflanze auch nur zum Teil ein, so soll der osmotische Wert in gewelkten Teilen nach Gante 10—15% höher sein als in anderen.

Diese Versuche sind alle im Laboratorium unter streng kontrollierbaren Bedingungen ausgeführt worden, wobei nach Möglichkeit nur ein Faktor variiert wurde. Die Ergebnisse bestäti-

gen ganz überraschend gut unsere Annahme. Aber in der freien Natur wirkt niemals ein Faktor isoliert auf die Pflanze ein. Es variieren gleichzeitig eine ganze Anzahl und führen zu den Standortsunterschieden. Wie wird sich in diesem Falle der osmotische Wert verhalten? Wir vergleichen wiederum zunächst immer eine Pflanzenart an verschiedenen Standorten.

3. Die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von den Standortsbedingungen.

I. Sonnen- und Schattenblätter.

Sonnen- und Schattenblätter befinden sich unter verschiedenen Bedingungen. Die Temperatur, die Licht- und die Transpirationsverhältnisse sind bei den einen wesentlich anders als bei den anderen. Wir sahen, daß die Zusammenwirkung dieser Außenfaktoren die Ausbildung einer xeromorphen Struktur bei den Sonnenblättern hervorruft, daß auch der osmotische Wert in Mol. KNO_3 in Übereinstimmung damit bei ihnen höher ist, geht aus folgender Tabelle von Ursprung deutlich hervor:

Sonnen- u. Schattenblätter der Buche (jeweils ein Ast)	Sonn.	Schatt.	Sonn.	Schatt.	Sonn.	Schatt.
Epidermis, Unterseite	0,44	0,41	0,375	0,319	0,337	0,30
„ Oberseite	0,465	0,424	0,387	0,325	0,408	0,31
Schwammparenchym	0,62	0,62	0,563	0,503	0,582	0,542
Palisadenparenchym	0,975	0,975	0,956	0,919	0,975	0,975
Leitbündelscheiden, Mittelnerv .	0,40	0,38				
„ „ Seitennerv .	0,44	0,44				

Auch bei krautigen Pflanzen machen sich ähnliche Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenseite bemerkbar. Ursprung gibt folgenden Wert in Mol. KNO_3 bei zwei *Sedum*-Stengeln an:

	Lichtseite	Schattenseite	Lichtseite	Schattenseite
Epidermis	0,288	0,25	0,297	0,25
Außenrinde	0,40	0,38	0,39	0,32
Innenrinde	0,38	0,38	0,34	0,34
Kambium	0,382	0,36		

II. Sonnige und schattige Standorte.

Ähnliche Unterschiede wie bei Sonnen- und Schattenblättern werden die Standortsbedingungen auf sonnigen und schattigen Standorten oder auf Süd- und Nordabhängen zeigen, nur können sich bei den letzteren zu den veränderten Transpirationsverhältnissen noch erschwerte Wasseraufnahme hinzugesellen, da der Boden am Südabhang wohl stets trockener sein dürfte als am Nordabhang. Auf sonnigen Standorten oder am Südabhang

finden wir stets xeromorphere Arten oder Individuen als auf schattigen Standorten oder am Nordabhang. In Übereinstimmung damit ist auf den ersteren nach Angaben von Meier der osmotische Wert in Mol KNO_3 bei den Pflanzen stets höher.

	Im Schatten	In der Sonne
Urtica urens	0,55	0,65
Minuartia verna . . .	0,85	0,90
Arenaria ciliata	0,45	0,50
Kernera saxatilis . . .	0,55	0,60
Arabis alpina	0,35	0,40
Saxifraga oppositifolia .	0,50	0,55
Saxifraga Aizoon . . .	0,85	0,90
Dryas octopetala . . .	0,60	0,65
Teucrium montanum . .	0,65	0,75
Globularia cordifolia . .	0,70	0,80
Galium asperum . . .	0,65	0,70

Die folgenden Zahlen von Gante geben den osmotischen Wert ebenfalls in Mol. KNO_3 an, (die Saugkraft von 0,1 Mol. KNO_3 gleich etwa 4,3 Atm.).

Teucrium chamaedrys	Nordabhang	0,35 Mol.	
	Südabhang	0,45 Mol.	
Sesleria coerulea	Nordabhang	0,45 Mol.	
	Südabhang	0,55 Mol.	
Syringa vulgaris	Botan. Garten	0,65 Mol.	
	Muschelkalk	0,75 Mol.	(kleinere Blätter als im Garten)
Anthericum ramosum	Nordabhang zwisch. Kiefern	0,25 Mol.	
	Südabhang	0,35 Mol.	
Gentiana cruciata	Nordabhang	0,45 Mol.	
	Südabhang	0,55 Mol.	

III. Standorte, die sich durch verschiedenen Wassergehalt unterscheiden.

Den Einfluß des Wassergehaltes des Bodens an natürlichen Standorten hat Meier untersucht. Auch hier finden wir einen

	Felsen	Gerölle	Humusstände	Alpenwiesen
Gypsophila repens . . .	0,55	0,48	0,48	
Saponaria ocymoides . .	0,78	0,71	0,70	
Cerastium arvense . . .	0,93	0,93	0,85	
Arenaria ciliata	0,50	0,40	0,40	
Moehringia muscosa . . .	0,60	0,55	0,53	
Hutchinsia alpina	0,65	0,60		
Arabis alpina	0,41	0,35	0,35	
Oxytropis montana . . .	0,60	0,50	0,50	
Anthyllis vulneria . . .	0,48	0,48	0,43	
Lotus corniculatus . . .	0,61	0,60	0,60	0,40
Hippocrepis comosa . . .	0,63	0,60	0,58	0,50
Supleurum ranunculoides .	0,95	0,90	0,88	0,55
Balix retusa	0,68	0,63	0,60	

Parallelismus zwischen der Höhe des osmotischen Wertes (in Mol KNO_3) bei denselben Pflanzen auf verschiedenen Standorten und dem Auftreten xeromorpher Strukturen.

Auch Fitting fand in der Sahara, daß der osmotische Wert bei Pflanzen derselben Art in der Geröll- und Felsenwüste das Doppelte vom Werte auf bewässertem Kulturland betrug, z. B.:

Dattelpalmen	auf Salzboden	S-Zellinhalt = 50 Atm.
	bewäss. Kulturland	„ = 28—42 Atm.
Mesembryanthemum nodiflorum	in der Wüste	S-Zellinhalt über 100 Atm.
	Kulturland	S-Zellinhalt = 35—40 Atm.

IV. Durchlüftung des Bodens.

Sehr interessant ist es, im Zusammenhange mit der Frage des Xeromorphismus gewisser Moorpflanzen festzustellen, daß der osmotische Wert bei schlechter Bodendurchlüftung einen Anstieg zu zeigen scheint, obgleich der Wassergehalt des Sumpfbodens höher ist als der des Wiesenbodens.

	Alpenwiesen	Sumpfwiesen
Tofieldia calyculata . .	0.27 GM. KNO_3	0,35
Lychnis Flos cuculi . .	0,56	0,70
Parnassia palustris . .	0,50	0,52

Wenn diese Befunde durch weitere Versuche Bestätigung fänden, dann würde auf die ganze Frage der Moorxerophyten ein anderes Licht fallen. Vorläufig wissen wir noch nicht, ob ihnen eine allgemeine Bedeutung zukommt.

Jedoch konnte Ursprung (1925) erneut nachweisen, daß bei schlechter Durchlüftung in einer Nährlösung die Saugkraft der Zellen einen Anstieg zeigt.

V. Hochgebirgsstandorte.

Schwieriger ist es, die Unterschiede zwischen dem Klima des Hochgebirges und des Tieflandes zu fassen. Hier sind fast alle Außenfaktoren verändert und es ist schwer zu sagen, wie sich die Kombination aller Außenfaktoren auf die Pflanzen auswirken wird. Bekannt ist aber, daß sowohl die Pflanzen der Hochgebirge, wie auch die Pflanzen des hohen Nordens gewisse Struktureigentümlichkeiten zeigen, die ihnen einen xeromorphen Habitus verleihen. Es ist deshalb zu erwarten, daß eine Pflanze, die im Gebirge und in der Ebene vorkommt, im Gebirge einen höheren osmotischen Wert aufweisen wird. Das wird durch

Meier bestätigt. Sowohl im Sommer als auch im Winter ist der osmotische Wert der Gebirgspflanzen höher.

	Freiburg: Juni	Gastlosen: Juni	Freiburg: Februar	Gastlosen Februar
Sanguisorba minor . .	0,50 GM. KNO_3	0,65	0,60	0,85
Saxifraga aizoides . .	0,20	0,30	0,30	0,35
Anthyllis vulneraria . .	0,40	0,65	0,70	0,80
Carum Carvi	0,90	1,10		
Myosotis silvatica . .	0,40	0,65		
Veronica Beccabunga .	0,40	0,60		
Euphrasia Rostkoviana	0,30	0,50		
Pinguicula alpina . . .	0,25 nasser Fels	0,70 trock. Fels		
Galium asperum . . .	0,45	0,85	0,55	0,70
Bellidiastrum Michelii .	0,35	0,60		
Taraxacum officinale .	0,40	0,50		
Asplenium Trichomanes			1,00	1,20
Asplenium ruta muraria			0,95	1,05

VI. Einfluß der Witterungsverhältnisse.

Wir haben bisher den Einfluß der Faktoren besprochen, der durch die verschiedene räumliche Anordnung der Pflanzen zustande kommt. Aber die Standortsbedingungen sind nicht nur räumlich, sondern auch zeitlich verschieden. Deshalb ist auch der osmotische Wert einer Pflanze an ein und demselben Standort nicht immer derselbe. Die periodischen Änderungen der Außenfaktoren rufen ähnliche periodische Änderungen des osmotischen Wertes hervor.

a) Tagesschwankungen.

Schon innerhalb eines Tages ist der osmotische Wert einer Pflanze nicht derselbe. Das ist besonders bei vergleichenden Messungen genau zu berücksichtigen, um nicht Versuchsfehlern zum Opfer zu fallen. Das Maximum und das Minimum des osmotischen Wertes fallen im allgemeinen mit dem Maximum resp. dem Minimum der Verdunstungskraft der Atmosphäre und der Transpiration der Pflanze zusammen. Wir geben die Ergebnisse von Ursprung in der von Huber umgerechneten Form wieder. Der jeweilige osmotische Wert ist in Prozenten des maximalen Wertes ausgedrückt.

Pflanze	5 h	8 h	11 h	14 h	17 h	20 h	23 h	2 h	5 h	Schwankung
Helleborus .	89,9	92,8	94,7	100	98,6	93,7	92,8	89,6	88,9	11,1 %
Fagus . . .	90,4	93,3	95,7	100	99,2	95,7	94,8	91,7	91,0	9,6 %
Urtica . . .	90,4	93,3	96,8	100	98,0	95,7	93,8	91,5	90,8	9,7 %
Sedum acre	89,4	93,1	96,3	100	97,8	95,5	92,1	90,7	87,6	12,4 %

Bei plötzlichem Witterungswechsel wird diese Regelmäßigkeit in der Periodizität gestört. Ein jäher Temperaturabfall macht sich sofort in Form einer Steigerung des osmotischen Wertes an dem betreffenden Tage bemerkbar. So z. B. konnte man bei Pflanzen, die im Zimmer kultiviert wurden, nach Verbringen ins Freie, bei einer Temperatur von — 1° C. nach 9 Stunden einen Anstieg des osmotischen Wertes von 0,20—0,30 Mol Rohrzucker feststellen. Überhaupt zeigen im Winter die im Zimmer gehaltenen Pflanzen einen niedrigeren osmotischen Wert als die Pflanzen im Freien. Auch im Freien müssen die osmotischen Werte der Pflanzen je nach der Witterung selbst um dieselbe Tageszeit nicht immer gleich sein. Ursprung fand bei Pflanzen verschiedener Standorte vom 18. Juni bis 12. Oktober 1912 ständige Schwankungen innerhalb folgender Grenzen:

bei	Globularia cordifolia	in einer	Felsenspalte	0,60—1,20 Mol. KNO_3
„	Saxifraga Aizoon	„	Humusband	0,60—0,90 „ „
„	„ „	„ „	Felsenspalte	0,65—1,05 „ „
„	„ „	„ „	Geröllhalde	0,60—0,95 „ „
„	Sempervivum tectorum	„ „	Felsenspalte	0,20—0,35 „ „

Die Werte lagen in den trockeneren Monaten (Juni, Juli) höher, in den niederschlagsreicheren dagegen (August, September, Oktober) niedriger. Die Unterschiede der verschiedenen Standorte werden aber auch durch diese Schwankungen nicht verwischt, namentlich wenn man die maximalen Werte vergleicht. Auf den niederen Wert bei der typisch sukkulenten Sempervivum-Art sei hier noch aufmerksam gemacht.

b) Jahresschwankungen.

Noch größer als die Amplitude der Tagesschwankungen ist die Amplitude der Jahresschwankungen. Eine Jahresperiode bei einigen Pflanzen sei hier wiederum in Prozenten des Maximalwertes wiedergegeben (nach Ursprung aus Huber).

Pflanze	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Schwkg.
Helleborus	89,2	92,6	85,7	87,9	86,0	83,5	77,8	93,0	100	95,0	85,7	89,9	22,2%
Fagus	97,3	97,6	96,3	94,8	88,5	88,3	83,4	90,6	92,3	93,7	96,8	100	16,6%
Sedum acre	95,2	100	95,5	87,2	77,7	80,7	83,5	82,0	82,2	84,0	87,9	93,7	22,3%

Der Verlauf der Periode ist kein ganz gleichmäßiger und wird wohl auch in den einzelnen Jahren je nach der Witterung sehr verschieden sein. Außer dem Verlauf der Feuchtigkeitskurve wird auch der Verlauf der Temperaturkurve maßgebend für die Höhe des osmotischen Wertes sein. Maxima haben wir in den trockensten und in den kältesten Monaten zu erwarten.

Auf den Einfluß der Winterkälte müssen wir noch genauer eingehen.

c) Kalte Jahreszeit.

Es ist schon wiederholt darauf aufmerksam gemacht worden, daß wintergrüne Pflanzen stets xeromorpher gebaut sind als sommergrüne. Auch für das Problem der Hochmoorxerophyten ist diese Frage von Bedeutung. Fast alle xeromorphen Hochmoorpflanzen sind auch zugleich wintergrün. Wir wollen deshalb die Frage prüfen, wie sich der osmotische Wert im Winter verhält. Der Temperatureinfluß läßt ja eine Steigerung erwarten. Eine solche tritt auch tatsächlich ein. Nach Kny tritt Grenzplasmolyse in den Markstrahlen von *Salix fragilis* im Sommer bei 3% KNO_3 ein, im Winter dagegen bei 9%. Hält man die Pflanze im Winter im warmen Zimmer, so ist die grenzplasmolytische Konzentration gleich 4% KNO_3.

Gante fand den osmotischen Wert in GM. KNO_3 bei:

Vinca minor	Anfang März = 0,65 Ende Juli = 0,55
Asarum europaeum . .	im Oktober = 0,50 im Dezember = 0,65

Noch genauere Werte gibt Ursprung an. Gemessen wurde der osmotische Wert der unteren Epidermis ausgewachsener Blätter an Ort und Stelle. Die Werte sind in Mol KNO_3 angegeben.

Pflanzenart	Asplenium Trichomanes	Juniperus communis	Sesleria coerulea	Arabis alpina	Primula Auricula
Juli 1912 . . .	0,80	0,90	0,80	0,50	0,40
Februar 1913 .	1,20	1,30	1,20	0,90	0,70

Pflanzenart	Saxifraga rotundifolia	Anthyllis Vulneraria	Hippocrepis comosa	Rhododendr. ferrugineum	
Juli 1912 . . .	0,35	0,50	0,65	0,90	
Februar 1913 .	0,55	0,80	1,20	1,40	

Es ist bei der Kältewirkung auch untersucht worden, wie die Steigerung des osmotischen Wertes zustande kommt, und es hat sich gezeigt, daß vor allen Dingen die Zuckerkonzentration steigt (Lidforss, Maximow), während die Elektrolytmenge unverändert bleibt. Diese Beobachtungen befinden sich also in vollkommener Übereinstimmung mit der von uns oben geäußerten Ansicht über das Zustandekommen der Turgorregulation und den Einfluß der Temperatur auf das Stärke-Zuk-

ker-Gleichgewicht. Einige in russischer Sprache veröffentlichte Ergebnisse von Maximow seien hier in einer Tabelle zusammengestellt.

Pflanzenart	Erhöhung d. osmot. Wertes im Winter um	Erhöhung d. Zucker- u. Glukosidkonzentration auf das	Erhöhung d. Elektrolytkonzentration auf das
Petunia	38 %	6,78 fache	1,16 fache
Verbena	13 %	5,11 „	gleich
Vinca major	25 %	11,61 „	1,11 fache
Phyllostachys aurea . .	25 %	4,36 „	1,16 „
Aucuba japonica . . .	72 %	18,28 „	1,26 „
Magnolia grandiflora .	41 %	4,52 „	1,23 „
Laurus nobilis	34 %	2,34 „	1,13 „
Prunus laurocerasus . .	28,5 %	5,60 „	0,77 „
Prunus lusitanica . . .	38,9 %	8,59 „	gleich

Bei den Prunusarten stieg im Winter besonders der Glukosidgehalt. Im Sommer verschwanden die Glukoside (Prulaurasin) fast vollkommen.

Der erhöhte osmotische Wert des Zellsaftes hat auch, wie durch zahlreiche Untersuchungen festgestellt worden ist, eine erhöhte Kälteresistenz der Pflanze zur Folge (Gaßner und Grimme, Akermann). Diese bisher nicht geklärte Erscheinung, die auf Verhinderung der Eisbildung zurückgeführt wurde, wird sofort verständlich, wenn wir berücksichtigen, daß bei erhöhtem osmotischen Wert eine Plasmaentquellung eintritt. Wir wissen aber, daß alle Gele um so unempfindlicher gegen äußere Eingriffe werden (Temperatur, Gifte usw.), je weniger wasserhaltig sie sind. Einen vollkommenen Parallelisums zwischen Kälteresistenz und Zuckergehalt konnte Akermann bei verschiedenen Weizensorten feststellen, wie aus folgender Tabelle zu ersehen ist:

Sorten nach abnehmender Kälteresistenz geordnet	Relativer Zuckergehalt
Sammetweizen	100
Sorte 0842	88
Thuleweizen II	73
Sonnenweizen	65
Brigittaweizen	57
Panzerweizen	58
Extra-Squarehead II . . .	51
Kleinweizen	47
Wilhelminaweizen	43
Perl-Sommerweizen . . .	30
Sommerweizen aus Holland	24

Vergleicht man ganz verschiedene Kulturpflanzen miteinander, so braucht natürlich dieser Parallelismus zwischen Zuk-

kergehalt und Kälteresistenz nicht mehr zu bestehen, denn hier sind noch eine Reihe anderer Plasma- und Zelleigenschaften von Bedeutung.

4. Der osmotische Wert bei Pflanzen verschiedener ökologischer Gruppen.

Im vorhergehenden Abschnitt haben wir gezeigt, daß zwischen dem Einfluß des Standortes auf die Ausbildung einer xeromorphen Struktur und dem Einfluß auf den osmotischen Wert, ein bis ins Einzelne gehender Parallelismus besteht. Auf diese Weise hat unsere Annahme, daß die xeromorphen Merkmale bei der funktionellen Anpassung kausal bedingt sind, eine weitere Stütze erfahren. Soweit wir bei dem heutigen Stande der Wissenschaft die Möglichkeit dazu haben, sind wir in der Lage, den kausalen Zusammenhang zwischen der Einwirkung der Außenfaktoren auf die Pflanze und den morphologisch-anatomischen Veränderungen, die die Pflanze dadurch erfährt, zu verstehen, wenn wir auch noch weit davon entfernt sind, die einzelnen Glieder dieser langen Kette lückenlos zu kennen[9]).

Damit wäre aber das Problem der ökologischen Anpassungen noch nicht gelöst. Wir sagten, daß der vollständige Parallelismus der funktionellen und der ökologischen Anpassungen es wenig wahrscheinlich macht, daß wir es bei den ökologischen Anpassungen mit prinzipiell anderen Verhältnissen zu tun haben. Die einfachste Annahme ist die, daß es sich bei diesen um erblich fixierte funktionelle Anpassungen handelt, wenn wir auch die Frage, wie diese erbliche Fixierung zustande kommt, noch offen lassen müssen. Die zahlreichen Übergänge von den einen zu den anderen Anpassungen, die bald in höherem, bald in geringerem Grade fixiert sind, erhöhen die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme. Eine weitere Stütze würde sie finden, wenn wir nachweisen könnten, daß Formen, die eine xeromorphe ökologische Anpassung zeigen, ebenso wie bei der

---

[9]) Vischer kommt auf Grund von seinen experimentellen Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß die hygromorphere Jugendform durch ein Überwiegen der Aschenbestandteile, die xeromorphere Folgeform aber durch ein Verschieben des Verhältnisses zugunsten der Assimilate hervorgerufen wird. Aber es ist nach den von Vischer angewandten Methoden zu urteilen sehr wahrscheinlich, daß in letzterem Falle stets eine Erhöhung des osmotischen Wertes eintrat, und es ist sehr wahrscheinlich, daß nicht die relative Anreicherung der Assimilate direkt die Veränderungen hervorruft, sondern gerade diese Erhöhung des osmotischen Wertes. Es wäre überhaupt die Frage zu prüfen, ob nicht vielleicht überall dort, wo das Verhältnis der Aschensubstanzen zu den Assimilaten für den Entwicklungsgang einer Pflanze von Bedeutung ist, die Höhe des osmotischen Wertes der eigentlich wirksame Faktor ist. Denn ein Überschuß von Assimilaten wird wohl stets mit relativ hohem osmotischen Wert verbunden sein.

funktionellen Anpassung stets einen höheren osmotischen Wert besitzen. Gelingt dieser Nachweis, so ist die direkte Entstehung der ökologischen Anpassung sehr wahrscheinlich. Bei der indirekten Entstehung wird doch angenommen, daß zufällig einzelne Pflanzen (Mutationen) eine zweckmäßige morphologische Anpassung aufweisen, die ihnen im Kampf ums Dasein unter erschwerten Wasserverhältnissen einen Vorteil bietet. Diese Pflanzen bleiben dann erhalten, während die anderen ausgemerzt werden. Es ist nun gar nicht einzusehen, weshalb bei einer solchen Art der Entstehung der xerophytischen Anpassungen die morphologischen Merkmale stets zugleich mit einem hohen osmotischen Wert auftreten sollten.

Ist jedoch die morphologische Anpassung kausal durch den hohen osmotischen Wert und die dabei eintretende Plasmaentquellung bedingt, so müssen beide Merkmale immer gleichzeitig vorhanden sein.

Bevor wir zu den Zahlenangaben übergehen, müssen wir noch Folgendes bemerken: ein Vergleich wird eigentlich nur dann gestattet sein, wenn es sich um zwei systematisch nahe verwandte Arten handelt, von denen die eine hygromorph, die andere xeromorph ist. Stehen die Pflanzen im System weiter voneinander entfernt, so ist es möglich, daß sie nicht unbeträchtliche Unterschiede im ganzen Stoffwechsel aufweisen, wodurch schon primäre Unterschiede in der Höhe des osmotischen Wertes bedingt werden. Außerdem kann bei größeren Unterschieden in den Plasmaeigenschaften die Ausbildung der xeromorphen Struktur bei den einen Pflanzen vielleicht erst bei stärkerer Plasmaentquellung eintreten als bei anderen. Schließlich muß man noch zu den angeführten Zahlen bemerken, daß in den meisten Arbeiten die Schwankungen des osmotischen Wertes in Abhängigkeit von den Außenfaktoren wohl nicht genügend berücksichtigt wurden. Zum Vergleich müßte man eigentlich stets Pflanzen verschiedener Arten unter gleichen Bedingungen nehmen.

Letzteres ist vielleicht am ehesten in einer Arbeit von Maximow verwirklicht. In den kaukasischen Steppen kann man im Frühjahr, wenn der Boden noch sehr feucht ist, nebeneinander mehr hygromorphe und mehr xeromorphe Pflanzen antreffen. Mit zunehmender Trockenheit im Sommer sterben dann die hygromorphen Frühlingspflanzen ab, während die anderen als Sommerpflanzen aushalten. Man kann also im Frühjahr diese so ökologisch verschiedenen Pflanzen unter gleichen Bedingungen antreffen und ihren osmotischen Wert zu gleicher Zeit feststellen. Leider gehören die Pflanzen so verschiedenen Gattungen an, daß ein direkter Vergleich schwer fällt, doch ist

eine höhere Saugkraft des Zellsaftes der Sommerpflanzen unverkennbar.

Frühlingspflanzen der Steppe	Atm.
Lepidium vesicarium *L*	11
Erodium ciconium	11
Papaver Strigosum	11
Hirschfeldia adpressa	11
Senecio vernalis	15
Nonnea lutea	19
Sommerpflanzen der Steppe	
Lactuca scariola	15
Artemisia fragrans	19
Artemisia scoparia	19
Euphorbia virgata	19
Gypsophila acutifolia	19
Medicago sativa	19
Alcea ficifolia	23
Celsia orientalis	23
Kochia prostrata	23
Centaurea ovina	27
Artemisia fasciculata	30
Daucus pulcherrimus	30
Parietaria judaica	30
Zygophyllum Fabago	30
Dianthus fimbriatus	34

Von einem anderen Standort — Schattenpflanzen	Atm.
Hedera Helix	11
Campanula rapunculoides	11
Chelidonium maius	15
Sonchus oleraceus	15
Taraxacum officinale	15
Vinca maior	15
Viola odorata	15
Lamium album	15

Der Vergleich von behaarten und unbehaarten Arten einer Gattung ergab bei Pflanzen, die im botanischen Garten gewachsen waren, für:

Verbascum nigrum	(schwach behaart)	11 Atm.
Verbascum ovalifolium	(stärker behaart)	15 Atm.
Stachys recta	(schwach behaart)	19 Atm.
Stachys cretica	(stärker behaart)	19 Atm.

Gante vergleicht einheimische Arten einer Gattung miteinander und findet, daß der osmotische Wert der xeromor-

pheren fast immer höher ist. Die hier wiedergegebenen Zahlen sind bei Pflanzen verschiedener Standorte gewonnen:

Stachys silvatica	0,30	Mol. KNO_3
„ recta	0,45	
Pulsatilla vulgaris	0,35—4,0	
Anemona nemorosa	0,35—4,0	
„ hepatica	0,40—0,45	
„ silvestris	0,50—0,55	
Gentiana germanica	0,35	
„ ciliata	0,35	
„ cruciata	0,45—0,55	
Viburnum opulus	0,30	
„ lantana	0,40	
Lonicera xylosteum	0,35	
„ periclymenum , . .	0,40	
Aegopodium podagraria . .	0,30	
Peucedanum cervaria	0,45	
Geranium Robertianum . . .	0,30	
„ sanguineum . . .	0,40	
Verbascum Lychnitis	0,35	
„ thapsiforme . . .	0,45	
Teucrium Chamaedrys . . .	0,35—0,45	
„ montanum	0,50	

Außerdem findet er bei Frühlingspflanzen stets niedrige osmotische Werte mit einer Saugkraft des Zellinhaltes unter 12 Atm., ebenso bei Orchideen; relativ hohe osmotische Werte weisen dagegen die immergrünen Pflanzen auf:

Asarum europaeum 21—26 Atm., *Helleborus foetidus* 21 Atm., *Anemone hepatica* und *Luzula spec.* 17 Atm.

Betrachten wir nun die osmotischen Verhältnisse der ökologischen Gruppen im allgemeinen, so kann kein Zweifel bestehen, daß die Pflanzen im Durchschnitt um so höhere Werte zeigen, je trockener der Standort ist.

Iljin, Nasarowa und Ostrowskaja fanden die Saugkraft des Zellinhaltes von Wurzelzellen: 1. bei Steppenpflanzen gleich 15 Atm., 2. bei Wiesenpflanzen gleich 10 Atm. und 3. bei Sumpfpflanzen gleich 6 Atm.

Drabble und Lake machen folgende Angaben über die mittlere Saugkraft von Pflanzen verschiedener ökologischer Gruppen: 1. untergetauchte Pflanzen etwa 4,5 Atm., 2. Gartenpflanzen 4,9—5,35 Atm., 3. Moorlandpflanzen 10,4 Atm., 4. exponierte Gebirgspflanzen 11,15 Atm., 5. Dünenpflanzen 10,4 bis 11,6 Atm., 6. Salzpflanzen der Marschen 19,7 Atm.

Aber alle diese Werte bleiben doch weit zurück hinter den Saugkräften, die wir bei extremen Wüsten- und Steppenpflanzen finden, wo, wie Fitting zeigte, Werte über 100 Atm. erreicht werden. Allerdings muß man im Auge behalten, daß sich darunter auch viele Salzpflanzen befinden, die nicht zu den Sklerophyten gehören. Für Sklerophyten mit Lederblättern fanden

Harris und Lawrence in den Küstenwüsten von Jamaika Werte gleich 30—50 Atm.

Eine große Zahl weiterer Angaben kann man in den Tabulae Biologicae Bd. I S. 422—438 zusammengestellt finden. Im allgemeinen läßt sich aber auf Grund der Zahlen allein, ohne Kenntnis aller Einzelheiten der Versuchsanstellung, schwer etwas sagen.

Weitere Untersuchungen über die Frage der osmotischen Werte bei Pflanzen verschiedener ökologischer Gruppen, namentlich der Vergleich systematisch nahe verwandter, aber ökologisch sehr verschiedener Pflanzen, wäre sehr erwünscht. Doch läßt sich schon auf Grund der wenigen jetzt bekannten Tatsachen feststellen, daß tatsächlich auch bei den ökologischen Anpassungen ein fast durchgehender Parallelismus zwischen Xeromorphie und Höhe des osmotischen Druckes besteht.

Ursprung hat in letzter Zeit versucht, seine schönen Untersuchungen über die Saugkraft der Zelle auch in ökologischer Richtung auszubauen, indem er Saugkraftmessungen bei Pflanzen am Standort vornimmt. Mir scheint es, daß aus diesen Zahlen sich nur sehr schwer ökologisch wichtige Schlußfolgerungen ziehen lassen. Die Saugkraft der Zelle ist zu sehr eine Augenblicksgröße. Es ist für uns wichtiger, Mittelwerte zu erhalten, und als Maß der mittleren Verhältnisse einer Pflanze in bezug auf die Wasserversorgung scheint mir gerade der osmotische Wert sehr geeignet zu sein, indem seine Höhe sich automatisch den Wasserverhältnissen anpaßt[10]). Auch diese Größe ist ja, wie wir sahen, noch periodischen Schwankungen unterworfen, aber nicht in dem Maße, wie die Saugkraft. Die Ermittlung des osmotischen Wertes ist außerdem auch wesentlich einfacher.

5. Über die Möglichkeit, die Anpassungen der Sukkulenten und Halophyten einer kausalen Betrachtung zu unterwerfen.

Wir hatten bisher nur die nichtsukkulenten, xeromorphen Pflanzen, die wir als Sklerophyten bezeichneten, betrachtet. Wir sagten, daß die mit ihnen häufig an gleichen Standorten vorkommenden Sukkulenten nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch von ihnen ganz verschieden sind. Morphologisch haben sie gewisse Ähnlichkeiten mit den Halophyten, indem bei

[10]) Der osmotische Wert wird fast immer bei Grenzplasmolyse bestimmt. Im wassergesättigten Zustande der Pflanze wird er deshalb immer geringer sein. Das spielt insbesondere bei den xeromorpheren Pflanzen eine größere Rolle, denn sie zeichnen sich gegenüber den hygromorphen Pflanzen durch eine größere Dehnbarkeit der Zellmembranen aus (vgl. Krasnosselsky-Maximow in Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 43, 527, 1925). Da jedoch gerade die xeromorphen Pflanzen sich häufig im wenig gesättigten Zustande befinden, so können wir den osmotischen Wert bei

beiden die Organteile, entweder Blätter oder Stengel, durch ihre Dickfleischigkeit auffallen. Physiologisch gehören die Sukkulenten zu den Pflanzen, die eine Wasserspeicherung besitzen und sich durch äußerst geringe Transpiration auszeichnen, die es ihnen erlaubt, mit diesem Wasser sehr lange auszukommen. Die Erscheinung ist ja allgemein bekannt, daß sukkulente Pflanzen, wenn sie nicht durch Abbrühen getötet werden, in der Pflanzenpresse noch Monate lang weiterzuwachsen vermögen. Mac Dougal konnte für verschiedene Kakteen der Arizonawüste zeigen, daß sie 60—70% ihres Wassers ohne Schädigung verlieren können. Die Pflanzen bleiben am Leben, selbst wenn sie am Standort im Laufe von zwei Jahren keine Möglichkeit zur Wasseraufnahme haben. In einem Zimmer aufbewahrt, bleiben sie sogar über drei Jahre am Leben.

Die Halophyten scheinen sich in dieser Hinsicht anders zu verhalten und zeigen, nach den Versuchen von Montfort, Stocker und Faber zu urteilen, eine verhältnismäßig intensive Transpiration.

Die Wassergehaltsschwankungen können bei den Sukkulenten ganz bedeutende sein. Aber die Wasserverluste finden hauptsächlich nur auf Kosten des Reservewassers statt, die eigentliche lebende Substanz scheint unbeeinflußt zu bleiben und eine Turgorregulation tritt nicht ein; der osmotische Wert ist gleichmäßig niedrig, was von allen Autoren übereinstimmend bestätigt wird.

Maximow fand bei *Sedum maximum* und *Sedum oppositifolium* eine Saugkraft des Zellinhaltes gleich 5 Atm.; bei *Sedum atratum* und *Saxifraga aizoides* beträgt sie etwa 4 Atm.; auf den niederen Wert bei *Sempervivum tectorum* wurde schon aufmerksam gemacht. Aber auch bei extremen Wüstensukkulenten ist sie ebenso niedrig und beträgt nach Livingston bei *Cereus* 5,5 Atm.; bei *Echinocactus* 3,9—7 Atm.; bei *Opuntia Engelmanii* 5—9 Atm., nach Mac Dougal bei *Echinocactus Wisliceni* 3—5 Atm., bei *Opuntia* 8—12 Atm. Nach Harris und Lawrence ist die Saugkraft des Zellsaftes bei sukkulenten Pflanzen in den Küstenwüsten von Jamaika kleiner als 10 Atm., während wir gleichzeitig bei Pflanzen mit Lederblättern, wie schon erwähnt, Werte gleich 30—50 Atm. finden. Auch die nach der kryoskopischen Methode ermittelten Werte bei *Aloë*-Arten, allerdings unter Kulturbedingungen, schwanken zwischen 1,7 und 4,3 Atm. und bei *Agave*-Arten zwischen 3,7 und 9,7 Atm. Auf welche Weise die Sukkulenten die Möglichkeit haben, sich bei diesen geringen Saugkräften mit Wasser zu versorgen, wurde am Beispiel von *Echinocactus* gezeigt (vgl. S. 49).

Vollkommen entgegengesetzt verhalten sich die Halophyten auf Salzboden. Sie zeigen besonders hohe osmotische Werte,

die aber sicher z. T. durch Aufnahme von Salzen aus dem Boden zustande kommen. Man kann sich durch eine Kostprobe leicht davon überzeugen, denn die Pflanzen schmecken häufig ausgesprochen salzig. Als Beispiele für die hohen Saugkräfte seien *Salicornia* und *Suaeda* genannt, in deren Wurzelhaaren Hill die Saugkraft des Zellsaftes gleich 41 Atm. fand gegenüber 9,1 Atm. bei anderen Pflanzen der benachbarten ausgesüßten Felder. In süßem Wasser kann aber die Saugkraft bei diesen Halophyten rasch bis auf 11,3 Atm. fallen. Ein anderes Beispiel gibt zugleich den höchsten bisher bei Pflanzen ermittelten Saugkraftwert gleich 205 Atm. an, den Faber bei Mangrovenpflanzen fand. Die Tagesschwankungen können hierbei ganz enorme Werte erreichen. Sie lagen z. B. bei *Avicennia* zwischen 82 und 163 Atm.; betrugen also ganze 50%.

Es ist nun merkwürdig, daß diese sich physiologisch so verschieden verhaltenden Pflanzen morphologisch doch gewisse, wenn auch nicht bis in die Einzelheiten gehende, Ähnlichkeiten besitzen. Eine Erklärung für diese Erscheinung können wir vielleicht in dem Elektrolytreichtum des Zellsaftes bei den Pflanzen beider Gruppen finden. Bei den Halophyten beruht er auf der Salzaufnahme aus dem Boden. Bei den Sukkulenten kommt er auf ganz andere Weise zustande.

Die Herabsetzung der Transpiration bei den Sukkulenten kann nur auf Kosten einer Herabsetzung des Gasaustausches der Pflanze mit der Außenatmosphäre erreicht werden. Wir wissen, daß die Folge davon eine ganz merkwürdige Abänderung der Atmungsvorgänge ist. Die Oxydation wird nicht wie sonst vollständig bis zum Kohlendioxyd und Wasser durchgeführt, sondern sie bleibt auf einer weniger oxydierten Stufe stehen — es bilden sich erhebliche Mengen von organischen Säuren, die bei der Assimilation am Licht wieder reduziert werden können.

Wir wissen aber, daß sowohl Neutralsalze der Alkalien wie auch Säuren zu den Stoffen gehören, die die Plasmaquellung besonders stark fördern. Auf die umfangreiche Literatur in dieser Hinsicht können wir nicht eingehen. Man findet sie bei Höber zusammengestellt. Wir müssen also annehmen, daß unter dem Einfluß dieser Ionen sowohl bei Sukkulenten, als auch bei Halophyten — bei letzteren sogar ungeachtet des hohen osmotischen Wertes — das Plasma sich in stark gequollenem Zustande befindet, wobei durch die Ionen sicher gewisse physikalisch-chemische Änderungen des Plasmas hervorgerufen werden. Diesen besonderen Plasmazustand können wir, analog wie bei den Sklerophyten die Plasmaentquellung, als Ursache einer Abänderung der Wachstumsvorgänge ansehen, die zur Bildung der sukkulenten Strukturen führt.

Was für Beweise haben wir nun für die hier geäußerte Vermutung, daß die Sukkulenz der eigentlichen Sukkulenten durch den Säuregehalt und die Sukkulenz der Halophyten durch den Elektrolytgehalt des Zellsaftes kausal bedingt wird?

Was die Sukkulenten betrifft, so können wir auf die Untersuchungen von Brenner hinweisen, der verschiedene sukkulente Pflanzen unter trockenen und feuchten Bedingungen kultivierte. Er konnte feststellen, daß im feuchten Raume die Sukkulenz der Pflanzen stark zurückging: die Pflanzen erhielten gestreckte Internodien und die Dickfleischigkeit der Blätter nahm ab, wie aus folgender Tabelle zu ersehen ist:

Größe der Blattoberfläche in cm bezogen auf 1g. Blattsubstanz.

Pflanze	normal	ziemlich feucht	sehr feucht
Sedum dendroideum	10,0	18,2	22,7
Sedum altissimum	13,5	30,8	—
Sempervivum assimile	11,1	—	27,0
Echeveria stolonifera	9,52	17,5	—
Mesembryanthemum curviflorum	12,8	16,1	—

Gleichzeitig traten auch anatomische Veränderungen ein, die zum Teil ähnlich wie bei Sklerophyten in feuchter Luft, zum Teil aber auch andere sind. In feuchter Luft waren allgemein die Epidermiszellen größer, die Blattnervatur weniger dicht, die Epidermisaußenwand dünner, aber die Interzellularen viel enger und die Zahl der Spaltöffnungen bei längerer Kultur in feuchtem Raume größer. Gleichzeitig war die Transpiration der unter feuchten Bedingungen aufgewachsenen Pflanzen, sowohl auf die Fläche als auch auf das Frischgewicht berechnet, stets viele Male größer als bei den trocken gehaltenen Exemplaren.

Die Sukkulenten schränken also tatsächlich, wie man es früher für alle Xerophyten annahm, ihre Transpiration unter ungünstigen Wasserverhältnissen ganz bedeutend ein.

Parallel mit der Abnahme der Sukkulenz konnte Brenner auch eine Abnahme des Säuregehaltes der Pflanzen wahrnehmen. Der Säuregehalt bei *Sedum dendroideum* verhielt sich bei feuchter und trockener Kultur pro Frischgewicht berechnet wie 1:2,88. Dieser geringere Säuregehalt bei den feucht gehaltenen Pflanzen ist sicher auf einen regeren Gasaustausch mit der Atmosphäre zurückzuführen. Dafür spricht schon die größere Transpirationsintensität; aber auch direkt läßt sich dieser regere Gasaustausch durch Messung der in der Nacht ausgeschiedenen Kohlensäuremenge feststellen. So fand Brenner bei feucht gewachsenen Blättern eine Kohlensäureausscheidung in 15 Stunden gleich 15,5 cm^3 pro 10 g Frischgewicht, bei trocken gehaltenen nur 9,2 cm^3. Er gelangt also zu einer Bestätigung der von ihm

zitierten Ergebnisse von Aubert: „je größerer Säuregehalt, desto geringere Transpiration“ und „je fleischiger eine Spezies ist, desto reicher ist sie an freier Säure“. Wir wollen nur die kausalen Beziehungen umkehren und in der Transpirationseinschränkung das Primäre sehen. Die Transpirationseinschränkung führt dann zu einem geringeren Gasaustausch und infolgedessen zu einer Erhöhung der Säurekonzentration. Diese wiederum kann vielleicht die Sukkulenz der Pflanzen bedingen. Denn ähnliche Erscheinungen — die Bildung von Involutionsformen — durch Säurewirkung lassen sich bei Pilzmycelien und Bakterien beobachten. Bei höheren Pflanzen dürfte eine künstliche Erhöhung des Säuregehaltes des Zellsaftes, ohne daß die Pflanzen geschädigt werden, nur schwer zu erzielen sein.

Die amerikanischen Sukkulenten sind besonders eingehend von Mac Dougal und seinen Schülern untersucht worden. Mac Dougal gelangt dabei zu etwas anderen Resultaten. Er weist darauf hin, daß bei an verschiedenen Standorten wachsenden *Castilleia latifolia*-Pflanzen die dünnblätterigen Formen eine höhere Säurekonzentration als die sukkulenten aufweisen. Nach seiner Ansicht wird durch eine Reduktion des Wassergehaltes unter ein bestimmtes Minimum, wie sie unter erschwerten Wasserverhältnissen leicht eintreten kann, eine Umwandlung der wenig quellbaren Polysaccharide in stark quellbare Pentosane bedingt. Diese Umwandlung ist irreversibel, das Zellgewebe wird dadurch einem Gel mit großer Quellfähigkeit vergleichbar und die Aufquellung bedingt das, was wir als Sukkulenz bezeichnen. Mac Dougal weist darauf hin, daß die Quellungseigenschaften von Gewebeschnitten der Sukkulenten ähnliche sind, wie die eines Agargels, dem etwas Eiweißkörper zugemischt worden sind. Der bei den Sukkulenten meist so auffallend hohe Säuregehalt soll nur zufällig dadurch zustande kommen, daß zur Sukkulenz nur solche Pflanzen neigen, die einen Kohlehydrat-Stoffwechsel aufweisen, bei dem Säuren in erheblichen Mengen entstehen und leicht Pentosane gebildet werden.

Weitere Untersuchungen werden zeigen müssen, ob eine von den angeführten Ansichten die allein richtige ist, oder ob nicht vielleicht die Sukkulenz auf verschiedene Weise kausal zu erklären wäre.

Wenden wir uns nun den Halophyten zu, so ist seit langem bekannt, daß Anwesenheit von Kochsalz auch bei gewöhnlichen Pflanzen eine gewisse Sukkulenz bedingt. Die entsprechende Literatur ist bei Schimper und Keller (1925) angeführt. Wir wollen hier noch auf die neueren Ergebnisse von Keller mit *Salicornia*-Kulturen eingehen. Keller konnte nachweisen, daß mit steigendem Salzgehalt des Außenmediums auch der Kochsalzgehalt der Pflanze ständig steigt, wenn dies auch häufig

bedeutend langsamer der Fall ist. Gleichzeitig nimmt damit aber auch die Sukkulenz zu, wie man aus folgenden Zahlen für die Oberflächenentwicklung (Oberfläche in cm²) sieht:

Sandkulturen	Oberflächen-entwicklung	Sandkulturen	Oberflächen-entwicklung
mit gewöhnl. Nährlösung	33,2	mit gewöhnl. Nährlösung	—
außerdem 1 g $NaCl$.	24,9	außerdem 1,3 g KCl .	24,7
„ 24,3 g Na_2SO_4	23,2	„ 29,8 g K_2SO_4*)	26,3
„ 10 g $NaCl$.	21,6	„ 12,8 g KCl .	20,3
„ 30 g $NaCl$.	12,2	„ 38,4 g KCl .	18,4
„ 50 g $NaCl$.	10,5	„ 64,0 g KCl .	kaum entwickelt

*) In der deutschen Arbeit (Keller 1925a) steht an dieser Stelle fälschlicherweise KCl.

Wir sehen aus diesen Tabellen, daß schon geringe Mengen von $NaCl$ und KCl die Sukkulenz sehr stark erhöhen. Gleichzeitig wird der ganze Wuchs der Pflanzen viel üppiger, allerdings nur bis zu einem bestimmten Optimum des Salzgehaltes, während die Sukkulenz auch weiterhin zunimmt.

Sehr auffallend ist die Wirkung der verschiedenen Salze. *Na*- und *K*-Ionen wirken fast gleich. Kaliumsalze sind nur in höherer Konzentration giftiger. Einen deutlichen Unterschied zeigen aber die Anionen und darin können wir eine Bestätigung unserer Ansicht sehen, daß die quellungsfördernden Eigenschaften der Ionen für das Zustandekommen der Sukkulenz maßgebend sind. Die in der lyotropen Reihe an der Spitze stehenden *Cl*-Ionen üben eine starke Wirkung aus; die wenig quellend oder sogar entquellend wirkenden Sulfat-Ionen dagegen üben so gut wie keine Wirkung aus. Das gilt sowohl für Na_2SO_4, als auch in erhöhtem Maße für K_2SO_4 und nach den von Keller zitierten Versuchen von Batalin auch für $MgSO_4$. Die quellungsfördernde Wirkung der Salze scheint direkt histologisch wahrnehmbar zu sein, denn Keller erwähnt, daß die stark versalzten Exemplare größere Zellkerne und wohl im Zusammenhang damit auch größere Dimensionen der Zellen aufweisen[11]).

So können wir auch hier bei den Sukkulenten und Halophyten einen weitgehenden Parallelismus zwischen funktionellen und erblich fixierten ökologischen Anpassungen feststellen. Zugleich ist die funktionelle Anpassung auch einer kausalen Betrachtungsweise zugänglich, damit wird die direkte Entstehung der Anpassungen auch hier sehr wahrscheinlich und wir können Keller nur zustimmen, wenn er sagt: „ich verbleibe auf dem

[11]) Sehr interessant sind die neuen Ergebnisse von Montfort, C. (Jahrb. f. wiss. Bot. **65**, 502, 1926), aus denen hervorgeht, daß die Chloroplastenfunktion und die Assimilationstätigkeit der Halophyten ganz im Gegensatz zu den anderen Pflanzen durch die Anwesenheit von größeren Salzmengen in den Zellen nicht wesentlich beeinflußt wird.

Standpunkte, daß, wenn ein gegebenes Merkmal als Modifikation durch den Einfluß äußerer Bedingungen einer einseitigen konstanten und ununterbrochenen Ablenkung unterworfen wird, so kann im Wege der Mutation eine vererbte Änderung in demselben Sinne entstehen; das entsprechende „Gen" kann sich zu zweien, von eindeutigem Charakter, zergliedern, wenn die Ablenkung auf die Verstärkung des Merkmals einwirkt, oder in einen passiven Zustand übergehen, sich atrophieren, wenn das Merkmal geschwächt oder unterdrückt wird".

6. Schlußbetrachtungen.

Wir wollen zum Schluß noch kurz auf die ökologische Benennung der Pflanzen zu sprechen kommen. Wir hatten am Anfang gesagt, daß wir mit Xerophyten Pflanzen trockener Standorte, mit Hygrophyten Pflanzen feuchter Standorte bezeichnen. In bezug auf den anatomisch-morphologischen Aufbau der Pflanzen sprachen wir von xeromorphen Pflanzen und zwar von Sukkulenten und Nichtsukkulenten, die wir als Sklerophyten bezeichneten, und von hygromorphen Pflanzen. Es fragt sich jetzt, deckt sich die Unterscheidung nach den Standortsbedingungen und den morphologischen Merkmalen oder nicht? Sind Xerophyten stets xeromorph und Hygrophyten stets hygromorph?

Die Antwort auf diese Frage hängt ganz von der Definition der Begriffe ab. Mir scheint es unzulässig, die Pflanzen nach dem Standorte allein als Xerophyten oder Hygrophyten zu bezeichnen. Die Pflanzen ein und desselben Standortes befinden sich oft nicht unter denselben Bedingungen. Das ist eine Tatsache, die bisher kaum berücksichtigt worden ist. Erstens ist ja doch ein Gebiet, selbst wenn wir es noch so klein wählen, niemals einheitlich und auch die Standortsbedingungen nicht gleich. Darauf hat insbesondere Kraus hingewiesen. Dann aber leben die Pflanzen in verschiedenen Horizonten und, was besonders wichtig ist, nicht nur mit den oberirdischen Teilen, sondern auch mit den unterirdischen. Die Horizonte über der Erdoberfläche sind besonders ausgeprägt im Walde. Die Wipfel der Bäume und die Bodenflora befinden sich unter ganz verschiedenen klimatischen Bedingungen, infolgedessen wird auch das ökologische Verhalten der Pflanzen verschieden sein müssen. Das ist ein Extrem. Aber selbst in einem Sumpf können die Bedingungen, denen die Pflanzen mit höherem oder niedrigerem Wuchs ausgesetzt sind, sehr verschieden sein (vgl. S. 69). Diese Verhältnisse können wir aber leicht überblicken und bei unseren Untersuchungen berücksichtigen.

Ganz anders liegen aber die Verhältnisse im Boden. Weder die Wasserverhältnisse in den verschiedenen Boden-

horizonten noch die Ausbildung des Wurzelsystems ist unserer Beobachtung direkt zugänglich. Bevor wir diese aber nicht kennen, können wir uns kein Urteil über die Standortsbedingungen einer Pflanze erlauben. Aus den Untersuchungen von Weaver geht dies deutlich hervor (vgl. S. 46 ff.). Wenn die obersten Bodenschichten austrocknen, die unteren aber reichlich Wasser enthalten, so werden wir den Standort für flachwurzelnde Pflanzen als trocken bezeichnen müssen, nicht aber für tiefwurzelnde, die Wasser genügend zur Verfügung haben. Wir werden deshalb an ein und demselben Standort Xerophyten und Hygrophyten nebeneinander finden; damit wird aber die Definition nach dem Standort ad absurdum geführt. Das Gleiche gilt auch für den Salzgehalt. Keller erwähnt, daß das nicht halophile Kamelgras *(Alhagi camelorum)* am gleichen Standort mit *Salsola*-Arten und der extrem halophilen *Salicornia* angetroffen wird. Das Kamelgras häuft aber trotz seiner großen Transpirationsintensität kaum leicht lösliche Salze an, denn es entnimmt mit seinen tiefgehenden Wurzeln das Wasser aus den tiefen, wasserreichen und nicht salzigen Bodenschichten, während die anderen flachwurzelnden Pflanzen hohen Salzkonzentrationen ausgesetzt sein können. Und ebenso kann auch auf einem feuchten Moor für eine Pflanze, die einer starken Windwirkung ausgesetzt ist, der Standort als relativ trocken bezeichnet werden, für niedrige dagegen als feucht. Auch wintergrüne Pflanzen, die mit ihren Wurzeln in gefrorenem Boden stecken, werden diesem kein Wasser entziehen können; für sie wird der Standort zeitweise trocken sein; während Pflanzen, deren oberirdische krautige Teile nur im Sommer vorhanden sind und zum Winter absterben, diese zeitweise Trockenheit nicht empfinden. Nur durch ungenügende Berücksichtigung dieser Verhältnisse hat sich die ganze ökologische Bezeichnungsweise so in Widersprüche verfangen, daß wir heute sogar von hygromorphen Xerophyten und xeromorphen Hygrophyten sprechen[12]).

[12]) Sehen wir von Einzelheiten ab, so können wir natürlich die Einteilung nach dem Standort beibehalten. Die Vegetation als Ganzes genommen wird in den ariden Gebieten stets viel xeromorpher sein, als in humiden Gebieten. Gehen wir aber zu der einzelnen Pflanzenart über, so können wir den Standort selbst auf kleinstem Raum *(Kraus)* nicht mehr als einheitlich ansehen. Wir haben deshalb häufig neben- und durcheinander Pflanzen ganz verschiedener ökologischer Gruppen. Deshalb ist es vielleicht auch zweckmäßiger, nicht bestimmte ökologische Bezeichnungen zu gebrauchen, wenn wir von Pflanzen eines Gebietes mit bestimmten klimatischen oder edaphischen Verhältnissen sprechen, sondern die Pflanzen nach dem Gebiet, in dem sie vorkommen, zu benennen, z. B. von Wüsten-, Steppen-, Moorpflanzen usw. zu sprechen. Die pflanzengeographischen Gruppen können in einigen Fällen ökologisch gleichartige Pflanzen umfassen, in anderen Fällen können sie aber ökologisch sehr verschieden sein.

Der Definition sind die tatsächlichen Wasserverhältnisse der Pflanzen zugrunde zu legen und diese äußern sich in dem Sättigungszustand der Pflanze, als dessen Maß der osmotische Wert dienen kann. Legen wir diesen der Gruppierung zugrunde, so lösen sich die scheinbaren Widersprüche und wir können folgende Definition in Vorschlag bringen, und folgende vier Hauptgruppen unterscheiden:

1. Hygrophyten sind Pflanzen mit relativ niederem osmotischen Wert, ohne besondere oberirdische Wasserspeicherungsorgane und mit hygromorpher Struktur.

2. Xerophyten sind Pflanzen mit relativ hohem osmotischen Wert (der aber nicht auf dem Salzgehalt des Zellsaftes beruht) und mit nichtsukkulenter xeromorpher Struktur.

3. Sukkulenten sind Pflanzen mit niedrigem osmotischen Wert und großen Wasserspeichern in den Blatt- oder Stengelorganen, wodurch ihr sukkulenter Habitus bedingt wird.

4. Halophyten sind salzhaltige Pflanzen mit hohem osmotischen Wert und sukkulenter Struktur.

Die Mesophyten sind eine weniger scharf charakterisierte Gruppe, die eine Zwischenstellung zwischen den Gruppen 1. und 2. einnimmt.

Zu 2 ist insbesondere zu bemerken, daß wir diese Pflanzen in vorliegender Arbeit noch als Sklerophyten bezeichnet haben. Dieser Ausdruck kann aber meines Erachtens wegfallen, denn die Zusammenfassung der Sklerophyten in eine Gruppe mit den Sukkulenten als Xerophyten läßt sich physiologisch nicht aufrecht erhalten und hat schon zu vielen Mißverständnissen geführt. Daß auch die Definition nach dem Standort unzweckmäßig ist, wurde soeben gezeigt. Wir würden dann den Ausdruck Xerophyten nur für die Gruppen aufrecht erhalten, die Trockenpflanzen sind, nicht nur, weil sie meist an trockenen Standorten vorkommen, sondern, weil sie auch den größten Trockensubstanzgehalt und den geringsten Wassergehalt aufweisen.

Die Erhöhung des osmotischen Wertes kann bei den Xerophyten durch verschiedene Faktoren bedingt werden: durch Trockenheit des Bodens, durch hohe Verdunstungskraft der Atmosphäre, durch Licht, durch niedere Temperatur und vielleicht auch durch schlechte Durchlüftung des Bodens. In allen diesen Fällen wird infolge des höheren osmotischen Wertes und der Plasmaentquellung die Ausbildung einer xeromorphen Struktur bedingt.

Wir hatten in der Definition mit Absicht von relativ hohem osmotischen Wert gesprochen. Eine absolute Grenze für Pflanzen, die wir als Hygrophyten und für solche, die wir als Xerophyten bezeichnen müssen, läßt sich nicht nennen. Wir müssen den Wert als relativ hoch im Vergleich zu anderen nahe ver-

wandten Arten bezeichnen. Wenn wir z. B. eine immergrüne Art und eine sommergrüne derselben Gattung vergleichen, so wird der osmotische Wert der ersteren, wie wir auf Grund der bekannten Tatsachen annehmen, höher sein als der letzteren; sie wird xeromorpher gebaut sein, als die sommergrüne Art.

Natürlich werden auch dieser Einteilung, wie jeder anderen gewisse Mängel anhaften. So wissen wir noch nicht, ob sich die Grenze zwischen Xerophyten und Halophyten scharf ziehen lassen wird. Wir sind noch zu wenig über den Salzgehalt verschiedener Steppen- und Wüstenpflanzen unterrichtet. Nach dem augenblicklichen Stande unserer Kenntnisse scheint mir aber diese Einteilung die natürlichste zu sein. Mit fortschreitender Erkenntnis wird sie ausgebaut oder einer anderen besseren weichen müssen.

Anhang.

Auf eine während der Drucklegung erschienene Arbeit von Blagowestschenski, A., „Der osmotische Wert bei den Gebirgspflanzen Mittelasiens" (Jahrb. f. wiss. Bot. 65, 279, 1926) muß hier noch genauer eingegangen werden, denn einerseits enthält diese Arbeit ein äußerst reichhaltiges Vergleichsmaterial über osmotische Werte bei Pflanzen verschiedener ökologischer Gruppen, andererseits kommt Verfasser auf Grund seiner Zahlenwerte zu einer entgegengesetzten Ansicht, wie sie hier vertreten wurde. Er meint, daß der osmotische Wert einer Pflanze in erster Linie durch die systematische Stellung der Pflanze bedingt wird, während „der Einfluß äußerer Faktoren gewöhnlich von ganz untergeordneter Bedeutung ist". Dieses Ergebnis kann ich aus den Versuchen vom Verfasser nicht herauslesen. Zunächst sei bemerkt, daß zur Bestimmung des osmotischen Wertes stets nur die obere Epidermis der Blätter benützt wurde. Als Plasmolytikum fand KNO_3 oder $NaCl$ Anwendung, wobei die Ablesungen für diese Salze reichlich spät (nach 1 Stunde) vorgenommen wurden. Vor den Ablesungen verblieben die Pflanzen häufig längere Zeit in feuchter Umhüllung. Dadurch können Versuchsfehler entstehen. Immerhin werden wir wohl annehmen dürfen, daß größere Unterschiede im osmotischen Wert durch diese Versuchsfehler nicht verwischt werden. Schwerwiegender ist der Einwand, daß auf Exkursionen bestimmte osmotische Werte immer Zufallsergebnisse bleiben müssen. Verfasser führt selbst einige Beispiele für die starken Schwankungen des osmotischen Wertes (bis über 300%) in Abhängigkeit von der Witterung an, z. B. bei *Acantholimon Alberti* 0,6—2,0 Mol, bei *Anemone narcissiflora* 3,6 bis 10,8 Atm. und bei *Lagotis Korolkovii* 12—21 Atm. Man wird sich deshalb über einzelne Abweichungen von der allgemeinen Regel nicht wundern können.

Überblickt man alle Zahlenwerte, so geht deutlich hervor, daß auf allen feuchten Standorten die Pflanzen relativ niedrige osmotische Werte aufweisen (s. Tab. 1, 2, 7, 10, 11). Schwieriger sind die Verhältnisse bei den vom Verfasser als trocken bezeichneten Standorten. Hohe osmotische Werte sind hier reichlich vertreten, daneben treten aber auch Pflanzen mit niederen auf. Zu letzteren gehören, wie Verfasser richtig bemerkt, erstens alle Sukkulenten, zweitens Pflanzen mit unterirdischen Wasserbehältern, wie Zwiebeln, Knollen und Wurzelstöcken — beides Pflanzen-

gruppen, die keine Veranlassung haben, ihren osmotischen Wert zu erhöhen. Wenn trotzdem noch Unstimmigkeiten verbleiben, und wir nahe beieinander *Dipsacus azureus* mit 7 Atm. und *Dianthus crinitus* mit 65 Atmosphären finden, so muß man daraus nicht die Schlußfolgerung ziehen, daß der osmotische Wert durch „spezifische Eigentümlichkeiten" der Pflanze bedingt wird, sondern daß wir ohne genaue Kenntnis des Wurzelsystems und der Verteilung des Wassers im Boden nicht sagen können, ob der Standort für beide Pflanzen trocken ist oder nicht, selbst wenn sie nebeneinander stehen. Viel wahrscheinlicher ist es, daß *Dipsacus* eine tiefere, in wasserhaltige Bodenschichten reichende Wurzel besitzt, während es bei *Dianthus* nicht der Fall ist. Wollten wir alle Pflanzen eines „trockenen" Standortes als Xerophyten bezeichnen, so müßten wir nach Verfasser auch *Convolvulus arvensis, Origanum vulgare, Dactylis glomerata, Allium spec., Hypericum perforatum* und sogar *Impatiens parviflora* (!) hierher rechnen. Das Vorkommen dieser Pflanzen zeigt, daß der Standort nicht so trocken sein konnte, wie Verfasser annimmt, zum mindesten aber sehr ungleichförmig in bezug auf die Wasserführung des Bodens war.

Was nun den Parallelismus zwischen Höhe des osmotischen Wertes und xeromorpher Struktur anbelangt, so konnte ein solcher in vielen Fällen nachgewiesen werden, in anderen aber nicht. Es sei in dieser Hinsicht hier nochmals betont, daß ein summarischer Vergleich der absoluten osmotischen Werte sehr wenig besagt und daß es zur Nachprüfung der von mir vertretenen hypothetischen Ansicht vor allen Dingen einer vergleichenden Messung bei nahe verwandten, ökologisch aber verschiedenen Pflanzen bedarf, wobei man auch die jahreszeitlichen Schwankungen berücksichtigen muß.

Betrachten wir uns zum Schluß noch die Zahlen, die Verfasser als Stütze seiner Ansicht anführt, daß der osmotische Wert ein systematisches Merkmal ist, so können wir es höchstens nur für die Liliaceen (Mittel $0{,}25 \pm 0{,}105$ Mol KNO_3) und die Chenopodiaceen (Mittel $1{,}9 \pm 0{,}7$ Mol KNO_3) anerkennen, obgleich auch hier die Schwankungen sehr große sind. Gerade bei diesen Familien aber handelt es sich um Pflanzen, die ökologisch auch eine Sonderstellung einnehmen. Die Liliaceen sind Frühlingspflanzen mit unterirdischen Wasserspeichern und zeichnen sich demnach durch besonders niedrige osmotische Werte aus. Die Chenopodiaceen sind z. T. Halophyten und besitzen hohe osmotische Werte. Es handelt sich hier also, was auch sonst noch häufiger vorkommt, um den Fall, wo systematische und ökologische Gruppen zusammenfallen. Alle übrigen Zahlen beweisen genau das Gegenteil von dem, was Verfasser behauptet. Die wahrscheinlichen Abweichungen sind so groß, daß ein Unterschied zwischen den einzelnen Familien nicht festzustellen ist. Folgende Zahlen der Mittelwerte in Mol KNO_3 zeigen das deutlich: Gramineen $0{,}6 \pm 0{,}4$, Ranunculaceen $0{,}5 \pm 0{,}4$, Rosaceen $1{,}1 \pm 0{,}7$, Leguminosen $0{,}6 \pm 0{,}14$, Labiaten $0{,}45 \pm 0{,}14$, Kompositen $0{,}5 \pm 0{,}16$.

V.

Literaturverzeichnis.

Alexandrow, W., Über die Produktivität der Transpiration (russisch, 1920).

Alexandrow, W., Alexandrow, O. und Timofeew, J., Die Wasserversorgung der Blätter und ihre Struktur (russisch, 1921).

Alexandrow, W., Le regime d'eau de la feuillage d'une mesophyte (russisch, 1922).

Alexandrow, W. und Alexandrow, O., Sur l'équilibre mobile dans la structure du feuillage (russisch, 1923).

Alexandrow, W., Über die Intensität der Transpiration einiger krautiger Pflanzen (russisch, 1924).

Akermann, A., Beiträge zu einer Analyse der Eigenschaft Winterfestigkeit beim Weizen (Beiträge z. Landwirtsch. Pflanzenbau insbesondere Getreidebau, Schindler-Festschrift S. 147, 1924).

Bächer, J., Über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von einigen Außenfaktoren (Beihefte z. Bot. Zentralbl. I. **37**, 63, 1920).

Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre (Berlin, 1919).

Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie I und II (Jena 1923—1924).

Benedict, H., Senile changes in leaves of Vitis vulpina L. and certain other plants (Cornell university agric.-experim. stat. June 1915, S. 281).

Bredemann, G., Regeneration der Fähigkeit zur Assimilation von freiem Stickstoff des Bac. amylobacter usw. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **26a**, 362, 1908).

Brenner, W., Untersuchungen an einigen Fettpflanzen (Dissertation Basel, 1900 oder Flora **87**, 1900).

Büsgen, M., Studien über die Wurzelsysteme einiger dicotyler Holzpflanzen. (Flora **95**, 58, 1905).

Burgerstein, A., Die Transpiration der Pflanzen I (1904), II (1920) und III (1925).

Cannon, W., The root habits of desert plants (Carneg. Inst. Wash. Publ. Nr. 131, 1911).

Cannon, W., Botanical features of the Algerian Sahara (Carneg. Inst. Wash. Publ. Nr. 178, 1913).

Cholodnyj, N., Zur Frage nach der Wirkung des Wassers auf den anatomischen Bau der Landpflanzen (Biolog. Zentralbl. **44**, 138, 1924).

Cohen-Kysper, Versuch einer mechanischen Analyse der Veränderungen vitaler Systeme (Leipzig, 1910).

Cunze, R., Untersuchungen über die ökologische Bedeutung des Wachses im Wasserhaushalt der Pflanzen (Beihefte z. Bot. Zentralbl. I. **42**, 160, 1925).

Czech, C., Über die Funktion der Stomata (Botan. Zeitung **27**, 801, 1869).

Dastur, R., The relation between water content and photosynthesis (Ann. of Bot. 39, 768, 1925).
Delf, E., Transpiration and behaviour of stomata in halophyte (Ann. of Bot. 25, 485, 1911).
Detto, C., Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Versuch einer methodologischen Kritik des Erklärungsprinzips und der botanischen Tatsachen des Lamarckismus (Jena 1904).
Dietrich, M., Die Transpiration der Schatten- und Sonnenpflanzen in ihren Beziehungen zum Standort (Jahrb. f. wiss. Bot. 65, 98, 1926).
Drabble, E. und Lake, H., The relation between the osmotic strength of cell sap in plants and their physical environment (Biochem. Journ. 2, 117, 1907. Ref. Bot. Zentralbl. 104, 647, 1907).
Dürken, B., Allgemeine Abstammungslehre (Berlin 1923).
Ensign, M., Area of vein-islets in leaves of certain plants as an age determinant (Amer. Journ. of Bot. 8, 433, 1921. Ref. in Bot. Zentralbl. N.F. 1. [143], 260, 1922).
Faber, F. C., von, Zur Physiologie der Mangroven (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 41, 227, 1923).
Falck, R., Die Merulius-Fäule des Bauholzes (Hausschwammforschungen 6 1912).
Fitting, H., Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen (Ein Beitrag zur ökologischen Pflanzengeographie) (Zeitschr. f. Bot. 3, 209, 1911).
Fitting, H., Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage. (Jena 1922.)
Freidenfeldt, T., Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen (Flora 91, 115, 1902).
Gante, T., Über den osmotischen Druck einiger einheimischer Xerophyten und Beobachtungen über das Verhalten ihrer Stomata (Dissertation, Jena 1916).
Gassner, G. und Grimme, C., Beiträge zur Frage der Frosthärte der Getreidepflanzen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 31, 507, 1913)
Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung (Jena 1920).
Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft (Leipzig 1923).
Günthart, A., Über die bei der Blütenbildung wirkenden mechanischen Faktoren (Die Naturwissenschaften 1918, S. 1147 und 1167).
Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie (Leipzig 1924).
Harder, R., Bemerkungen über die Variationsbreite des Kompensationspunktes beim Gaswechsel der Pflanzen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 41, 194, 1923).
Harder, R., Über die Assimilation von Kälte- und Wärmeindividuen der gleichen Pflanzenspezies (Jahrb. f. wiss. Bot. 64, 169, 1924).
Harris, J. und Lawrence, J., Cryoscopic determinations on tissue fluids of plants auf Jamaican costal deserts (Bot. Gaz. 64, 285, 1917).
Hannig, E., Untersuchungen über die Verteilung des osmotischen Druckes in der Pflanze in Hinsicht auf die Wasserleitung (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 30, 194, 1912).
Hesselmann, H., Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. 1904.
Hessmer, M., Anatomische Untersuchungen an Sonnen- und Schattenblättern immergrüner Pflanzen (Dissertation Halle 1914).

Hill, T., Observations on the osmotic properties of the root hairs of certain salt-marsh plants (New phyt. 7, 133, 1908, zit. nach Skene).

Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle (5. Auflage. Leipzig 1922).

Hopkins, E., Relation of law temperatures to respiration and carbohydrate changes in potato tubers. (Bot. Gaz. 78, 311, 1924.)

Huber, B., Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie (Jahrb. f. wiss. Bot. **64**, 1, 1924).

Iljin, V., Nosarowa, P. und Ostrowskaja, M., Osmotic pressure in roots and in leaves in relation to habitat moisture (Journ. of Ecology 4, 160, 1916 zit. nach Skene).

Irmscher, E., Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kälte (Jahrb. f. wiss. Bot. **50**, 387, 1911).

Iwanow, L., Über die Transpiration der Holzgewächse im Winter I und II (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **42**, 44 und 210, 1924).

Jackmann, O., Über die Vorstellbarkeit der direkt bewirkten Anpassungen und der Vererbung erworbener Eigenschaften durch das Prinzip der virtuellen Verschiebungen (Vortr. u. Aufs. über Entwicklungsmech. d. Org. Heft 28, 1922).

Johannsen, W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre (Jena 1909).

Junk, E., Tabulae Biologicae I (S. 422, 1925).

Karsten, G., Epiphyten (Handwörterb. d. Naturwissenschaften III 673, 1913).

Keller, B., Versuche und einige allgemeine Ergebnisse zur Ökologie der halophilen Pflanze Salicornia herbacea L. (russisch, 1921).

Keller, B., Die Pflanze als lebende Maschine (russisch, 1922).

Keller, B., Halophyten und Xerophyten-Studien (Journ. of Ecology **13**, 224, 1925).

Keller, B., Die Vegetation auf den Salzböden der russischen Halbwüsten und Wüsten (Versuch einer ökologischen Präliminaranalyse). (Zeitschr. f. Bot. **18**, 113, 1925).

Kohl, F., Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. (Braunschweig 1886).

Kostytschew, S., Lehrbuch der Pflanzenphysiologie I (Berlin 1926).

Kraus, G., Über die Wasserverteilung in der Pflanze. III. Die tägliche Schwellungsperiode der Pflanzen. (Halle 1881.)

Kraus, G., Boden und Klima auf kleinstem Raum (Jena 1911).

Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie (Jena 1925).

Lesage, P., Extension du charactère acquis et faits d'hérédité dans le Lepidium sativum arrosé à l'eau sallée. (Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. d. sciences **180**, 854, 1925.)

Lepeschkin, W., Über die Stärkequellung in lebenden und toten Zellen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **43**, 16, 1925).

Lidforss, B., Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora (Bot. Zentralbl. 68, 1, 1896).

Linkola, K., Zur Kenntnis der Überwinterung der Unkräuter und Ruderalpflanzen in der Gegend von Helsingfors (Ann. soc. zool.-bot. fenn. Vanamo **1**, 9, 1922).

Livingston, B., The effect of the osmotic pressure of the medium upon the growth and reproduction of organisms. (Dissertation 1903.)

Livingston, B., The relation of desert plants to soil, moisture and to evaporation (Carneg. Inst. Wash., Publ. Nr. 50, 1906).

Livingston, B. and Shreve, F., The distribution of vegetation in the United States, as related to climatic conditions (Carnegie Institution of Washington, Publ. Nr. 284, 1921).

Lundegardh, H., Einige Bedingungen der Bildung und Auflösung der Stärke (Jahrb. f. wiss. Bot. 53, 42, 1914).

Lundegardh, H., Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben (Jena 1925).

Mac Dougal, D. and Spalding, E., The water-balance of succulent plants (Carneg. Inst. Wash., Publ. Nr. 141, 1910).

Mac Dougal, D., The water-balance of desert plants (Ann. of Bot. 26, 71, 1912).

Mac Dougal, D., Richards, H. and Spoehr, H., Basis of succulence in plants. (Bot. Gaz. 67, 405, 1919).

Mac Dougal, D., Hydration and growth (Carneg. Inst. Wash. 1920).

Maige, A., Variations du sueil de condensation amylogène avec la turgescence de la cellule (Cpt. rend. d. séances de la soc. biol. 90, 1415, 1924).

Maige, A., Variations du sueil de condensation amylogène avec la température (Cpt. rend. d. séances de la soc. biol. 90, 685, 1924).

Marloth, R., Das Kapland (1908).

Markle, M., Root systems of certain desert plants (Bot. Gaz. 64, 177, 1917).

Maximow, N. et Lominadze, P., Contribution à l'étude de la pression osmotique chez les plantes (russisch, 1916).

Maximow, N., Recherches sur la transpiration des plantes xerophytes comparée à celle des mésophytes (russisch, 1916).

Maximow, N., Badriew, L. und Simonow, W., Die Transpirationsintensität und der Verbrauch der Wasserreserven bei Pflanzen verschiedener ökologischer Typen (russisch, 1916).

Maximow, N., Zur Frage des täglichen Ganges und der Regulation der Transpiration bei Pflanzen (russisch, 1916).

Maximow, N., Dilanjan, A. u. Silikowa, A., Der osmotische Druck in den Blättern der Xerophyten und Mesophyten in der Umgebung von Tiflis (russisch, 1917).

Maximow, N. und Krassnosselsky-Maximow, T., Die jährlichen Schwankungen des osmotischen Wertes und des [illegible] wintergrünen Blättern (russisch, 1917).

Maximow, N., Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürreresistenz der Xerophyten (Jahrb. f. wiss. Bot. 62, 128, 1923).

Maximow, N. und Lebedinzew, E., Über den Einfluß von Beleuchtungsverhältnissen auf die Entwicklung des Wurzelsystems (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 41, 292, 1923).

Maximow, N. and Krassnosselsky-Maximow, T., Wilting of plants in its connection with drought resistance (Journ. of Ecology 12, 95, 1924).

Meier, J., Zur Kenntnis des osmotischen Wertes der Alpenpflanzen (Diss. Freiburg 1916, zit. nach Ursprung 1916 a).

Molisch, H., Über den Einfluß der Transpiration auf das Verschwinden der Stärke in Blättern (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 39, 339, 1921).

Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei (2. Aufl., Jena 1918).

Montfort, C., Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen als Voraussetzung der „physiologischen Trockenheit" der Hochmoore (Zeitschr. f. Bot. 10, 257, 1918).

Montfort, C., Tatsachen und Probleme der Moorökologie (Sitzber. d. Naturw. Abt. d. Niederrhein. Ges. zu Bonn 1919).

Montfort, C., Die aktive Wurzelsaugung aus Hochmoorwasser im Laboratorium und am Standort und die Frage seiner Giftwirkung. Eine nduktive ökologische Untersuchung (Jahrb. f. wiss. Bot. 60, 184, 1921).

Montfort, C., Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Beiträge zu einer vergleichenden Ökologie der Moor- und Salzpflanzen (Zeitschr. f. Bot. 14, 97, 1922).

Nathansohn, A., Stoffwechsel der Pflanzen (Leipzig 1910).

Neger, F., Biologie der Pflanzen (Stuttgart 1913).

Nobbe, F., (Tharandter forstl. Jahrb. 1875 S. 201; zit. nach Benecke-Jost).

Nordhausen, M., Über Sonnen- und Schattenblätter (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 21, 30, 1903).

Nordhausen, M., Über Sonnen- und Schattenblätter (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 30, 483, 1912).

Pringsheim, E., Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 43, 89, 1906).

Pringsheim, H., Die Variabilität niederer Organismen (Berlin 1910).

Rasdorski, W., Über die Reaktion der Pflanzen auf die mechanische Inanspruchnahme (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 43, 332, 1925).

Renner, O., Beiträge zur Physik der Transpiration (Flora 100, 451, 1910).

Renner, O., Xerophyten (Handw. d. Naturw. X, 664, 1913).

Rippel, A., Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen (Beihefte z. Bot. Zentralbl. I. 36, 187, 1919).

Rübel, E., Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wasserleitungsbahn und Transpirationsverhältnissen bei Helianthus annuus L. (Beihefte z. Bot. Zentralbl. I. 37, 1, 1920).

Rywosch, S., Zur Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe (Bot. Ztg. 66, 121, Abt. I, 1908).

Rywosch, S., Über die Beziehungen zwischen der Zahl der Spaltöffnungen und dem Bau des Blattes (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 43, 67, 1925).

Salenski, W., Über die Ausbildung der Nervatur bei verschiedenen Pflanzen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 20, 433, 1902).

Schaxel, J., Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie (Jena 1919).

Schenck, H., Über Strukturveränderungen submers vegetierender Landpflanzen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 2, 481, 1884).

Schimper, A., Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage (Jena 1898).

Schmetz, L., Untersuchungen über den Einfluß einiger Außenfaktoren auf den Stärkeabbau in Laubblättern (Bot. Arch. 10, 16, 1925).

Schramm, R., Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen (Dissert. Berlin 1912 oder Flora N. F. 4).

Schröder, G., Über die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen (Dissertation 1886).

Schröder, H. und Horn, T., Das gegenseitige Mengenverhältnis der Kohlehydrate im Laubblatt in seiner Abhängigkeit vom Wassergehalt (Biochem. Zeitschr. 130, 165, 1922).

Schuster, W., Die Blattaderung des Dikotylenblattes und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **26**, 194, 1908).

Schwartz-Clements, E., The relation of leaf structure to physical factors (Transact. of the Amer. Microscop. Soc. 1905 S. 19, Dissertation Nebrasca 1904).

Semon, R., Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften (1912).

Senn, G., Untersuchungen über die Physiologie der Alpenpflanzen (Verh. d. Schweiz. Naturf. Ges. Bern 1922, Teil II).

Shemtschushnikow, E., Zur Methodik der Transpirationsversuche (russisch, 1919).

Shemtschushnikow, E., Zur Frage der Transpirationsregulation bei Pflanzen durch Spaltöffnungen I und II (russisch, 1923, 1924).

Shreve, E., Factors governing seasonal changes in transpiration of Encelia farinosa (Bot. Gaz. **77**, 432, 1924).

Shull, C., Measurments of the surface forces in soils (Bot. Gaz. **62**, 1, 1916).

Skene, Mac. G., The biology of flowering plants (London 1924).

Spalding, V., Distribution and movements of desert plants (Carneg. Inst. Wash. Public. Nr. 113, 1909).

Stocker, O., Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide und Moorpflanzen am Standort (Zeitschr. f. Bot. **15**, 1, 1923).

Stocker, O., Klimamessungen auf kleinstem Raum an Wiesen-, Wald-, und Heidepflanzen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **41**, 145, 1923).

Stocker, O., Ökologisch-pflanzenge[illegible] an Heide-, Moor- und Salzpflanzen (Die N[illegible] **12**, [illegible], 1924).

Stocker, O., Beiträge zum Halophytenproblem I und II (Zeitschr. f. Bot. **16**, 289, 1924; **17**, 1, 1925).

Thoday, D., Experimental researches on vegetable assimilation and respiration V. A critical examination of Sachs method for using increase of dry weight as a measure of carbon dioxide assimilation in leaves Proceed. of the Royal. Soc., Serie B, **82**, 1, 1909).

Turesson, G., The [illegible] sponse of the plant species to the habitat (Hereditas 3, [illegible]).

Turesson, G., The plant species in relation to habitat and climate (Hereditas **6**, 147, 1925).

Ursprung, A. und Blum, G., Über die Verteilung des osmotischen Wertes in der Pflanze (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **34**, 88, 1915).

Ursprung, A. und Blum, G., Über die periodischen Schwankungen des osmotischen Wertes (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **34**, 105, 1916).

Ursprung, A. und Blum, G., Über den Einfluß der Außenbedingungen auf den osmotischen Wert (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **34**, 123, 1916).

Ursprung, A., Einige Resultate der neuesten Saugkraftstudien (Flora N.F. **18—19**, 566, 1925).

Ungerer, E., Die Regulationen der Pflanzen. Ein System der teleologischen Begriffe in der Botanik (Vortr. u. Aufs. über Entwicklungsmech. d. Org., Heft 22, 1919).

Vischer, W., Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen (Flora N.F. **8**, 1, 1915).

Walderdorff, M., Über Kultur von Pollenschläuchen und Pilzmycelien auf festem Substrat bei verschiedener Luftfeuchtigkeit (Bot. Arch. **6**, 84, 1924).

Walter, H., Die Verdunstung von Wasser in bewegter Luft und ihre Abhängigkeit von der Größe der Oberfläche. Zur Kritik der Transpirationsversuche (Zeitschr. f. Bot. 18, 1, 1925/6).

Walter, H., Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung (Naturwissenschaft und Landwirtschaft, Heft 6, 1925).

Warming-Gräbner, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. (Berlin 1918).

Weaver, J., The ecological relations of roots (Carneg. Inst. Wash., Publ. Nr. 286, 1919).

Weaver, J., Root development in the grassland formation (Carneg. Inst. Wash., Publ. Nr. 292, 1920).

Weaver, J., Frank, C. and Christ, J., Development and activities of roots of crop plants (Carneg. Inst. Wash., Publ. Nr. 316, 1922).

Weidenreich, F., Das Evolutionsproblem und der individuelle Gestaltungsanteil am Entwicklungsgeschehen (Vortr. u. Aufs. über Entwicklungsmech. d. Org., Heft 27, 1921).

Wettstein, R., Handbuch der systematischen Botanik. (Leipzig und Wien 1924, S. 39ff.).

Wetzel, K., Die Wasseraufnahme der höheren Pflanzen gemäßigter Klimate durch oberirdische Organe (Flora N.F. 17, 221, 1924).

Witzemann, E., Leucoplasts: living, reproducing, perfect chemical catalysts (Journ. of physic. chem. 28, 305, 1924).

Yapp, R., On stratification in the vegetation of a marsh and its relations to evaporation and temperature (Ann. of Bot. 23, 275, 1909).

Yapp, R., Spiraea Ulmaria L. and its bearing on the problem of xeromorphy in marsh plants (Ann. of Bot. 26, 815, 1912).

Zingeler, C., Die Spaltöffnungen der Carices (Jahrb. f. wiss. Bot. 9, 127, 1873—74).

Naturwissenschaft und Landwirtschaft

6. Heft: Walter, Dr. H., Privatdoz., Bot. Inst. d. Univ. Heidelberg

Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung. Mit 22 Abb. ℳ 7.50. Subskr.-Preis ℳ 5.60.

Der Wasserhaushalt einer Pflanze wird in seiner vollen Bedeutung erst dann verständlich, wenn wir berücksichtigen, daß die Pflanze nicht nur Wasser zum Leben braucht, sondern daß auch der Zustand, in dem sie sich in bezug auf das Wasser befindet, eine außerordentliche Rolle spielt. Die Wasserbilanz einer Pflanze bestimmt nicht nur den Wassergehalt ihrer toten Teile, sondern auch, was von besonderer Wichtigkeit ist, den Wassergehalt der lebenden Substanz — des Protoplasmas, somit auch dessen Quellungszustand. Von letzterem hängt aber der Verlauf sämtlicher Lebensfunktionen in weitgehendstem Maße ab. Dieser in der Pflanzenphysiologie wohl neue Gesichtspunkt ist, soweit jetzt schon die Möglichkeit vorliegt, namentlich im letzten Abschnitt, genauer besprochen worden.

7. Heft: Morstatt, Dr. H., Mitglied der Biologischen Reichsanstalt in Berlin-Dahlem

Entartung, Altersschwäche und Abbau bei Kulturpflanzen, insbesondere der Kartoffel. ℳ 5.50. Subskr.-Preis ℳ 4.10.

Für den angewandten Botaniker ist die vorliegende begrifflich so klar durchgearbeitete Schrift ein unersetzlicher Führer in dem Wirrwarr, der sich um die Begriffe Entartung, Altersschwäche und Abbau entwickelt hat. Die scharfe Herausarbeitung dieser Begriffe ist ein besonderer Vorzug der Arbeit Morstatt. Kein Landwirt, insbesondere kein Züchter, kein Obst- und Gartenfreund, kurz niemand, der sich mit Pflanzenbau befaßt, wird das vorliegende Heft ohne große Förderung aus der Hand legen.

8. Heft: Hiltner, Dr. E., Bayer. Landesanstalt für Pflanzenbau und Pflanzenschutz, München

Die Phänologie und ihre Bedeutung unter besonderer Berücksichtigung der phänolog. Beobachtungen am Winterroggen in Bayern während der Jahre 1917—1923. Mit 11 Karten und graphischen Darstellungen nebst vielen Tabellen im Text und 2 mehrfarbigen phänologischen Karten als Beilage. ℳ 10.—. Subskr.-Preis ℳ 7.50

Die an den Kreislauf des Jahres gebundenen Äußerungen des Lebens in ihrem Zusammenhange mit den verschiedenen Einflüssen des Klimas zu erfassen und zu verfolgen, ist die Aufgabe der Phänologie. Erwachen der Natur, Blüte, Ernte, Blattfall u. dgl. geben Aufschluß über den Klimacharakter einer Gegend und es sind die Forschungsergebnisse für andere Wissenschaften, für die Landwirtschaft, den Obst- und Gartenbau sehr wichtig. Die vorliegende Schrift geht oft über den engeren Rahmen der Phänologie hinaus. Sie ist in gleicher Weise sehr wichtig für Studierende, für Schüler der Landwirtschaft und sonst. höheren Lehranstalten. Die wertvollen Abbildungen und die mehrfarbigen Karten ergänzen den Text aufs beste.

9. Heft: Walter, Dr. H., Privatdozent an der Univ. Heidelberg

Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. Das Xerophytenproblem in kausal-physiologischer Betrachtung (Fortsetz. von Heft 6.) Mit 6 Abb. ℳ 8.—. Subskr.-Preis ℳ 6.—

Von den verschiedenen ökologischen Fragen des Wasserhaushaltes der Pflanze steht heute das Xerophytenproblem im Vordergrunde des Interesses. Das von Schimper so großzügig entworfene Bild genügt den jetzigen Anforderungen nicht mehr. Auch die einseitige teleologische Betrachtungsweise der Anpassungen ist unbefriedigend. Es wird deshalb versucht, von dem Sättigungsgrad der Pflanzen in bezug auf das Wasser an den verschiedenen Standorten ausgehend das Problem der Anpassungen von der kausalen Seite aus zu behandeln.

Der Subskriptions-Preis gilt für Dauerbezug oder Mindestabnahme von 5 Heften